

ASPEKTE VAN DIE EKOFISIOLOGIE VAN DIE HALOFIET Triglochin bulbosa L.

DEUR

THERESA BECKER



Tesis ingelewer ter gedeeltelike voldoening aan die vereistes vir die graad van
Magister in die Natuurwetenskappe aan die Universiteit van Stellenbosch.

Studieleier:

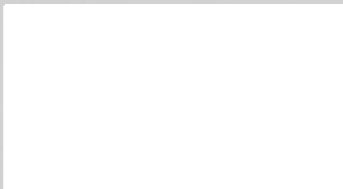
Dr. J. H. Jooste

Stellenbosch

Maart 1990

VERKLARING

Ek die ondergetekende verklaar hiermee dat die werk in die tcsis vervat, my eie oorspronklike werk is wat nog nie vantevore in die geheel of gedeeltelik by enige ander Universiteit ter verkryging van 'n graad voorgelê is nie.



03 / 03 / 1990

Datum

OPGEDRA AAN MY OUERS

Op hierdie dag
- 'n herfs Sondagdag -
herhinner die saglagblaartjies
van die Bensaiboompie
my daaraan:
hóé lief ek julle het...

Patrys

BEDANKINGS

Die skryfster wens hiermee haar opregte dank uit te spreek teenoor:

Haar hemelse Vader vir die voorreg om hierdie studie te kon voltooi.

Haar ouers, vir hulle ondersteuning en liefde.

Dr. J.H. Jooste vir ondersteuning en raad as studieleier.

Die Stigting vir Navorsingsontwikkeling & WNNR wat deur hul finansiële bydrae hierdie studie moontlik gemaak het.

Juf. E.M. Marais vir hulp met die anatomiese ondersoek.

Dr. J.H. Randall vir hulp met statistiese ontledings.

Die personeel en medestudente van die Departement Botanie van die Universiteit van Stellenbosch vir hulle ondersteuning, hulp en vriendelikheid.

Die Afdeling Grondkunde, Departement Landbou van die Universiteit van Stellenbosch vir hulp met grondontledings.

Die Afdeling Grondkunde, Departement Landbou en Ontwikkeling, Winterreënstreek, vir analise van plantmateriaal.

Die NIVV vir isotoopvoorbereiding en stikstofbepalings.

Departement van Landbou en Ontwikkeling, Pretoria, vir gebruik van die PRECIS-lys vir die opstel van 'n verspreidingskaart van die plantspesie.

Mnr. A. Carstens en C. Edwards vir hulp met fotografie.

Dairy Maid vir voorsiening van houers vir eksperimentele werk.

ABSTRACT

The adaptability of the halophytic plant Triglochin bulbosa to pollution of the Berg River estuary and high concentrations of sodium chloride was investigated. The relation of plant to environment was determined by means of comparative analysis of plant and substrate, an anatomical study and cultivation of plants in culture solutions of various concentrations and osmotic potentials. Knowledge of the mechanism of ion absorption was obtained by short-term studies of the absorption of cations by excised roots.

Analyses of the natural substrate showed that T.bulbosa grows in flooded saltsodic soils. Under these conditions few plants are able to survive. From analysis of plant material it was concluded that a highly specific potassium uptake mechanism is located in the roots. The material contained higher concentrations of nutritional elements than normal in non-halophytes. The levels of aluminium and iron that were found in leaves, roots and rhizomes would have been toxic to most species.

An anatomical study concluded that the presence of aerenchyma in the Velddrif ecotype could result in the resistance of the plant of reducing conditions and ion toxicity. Succulence was ascribed to high concentrations NaCl in the leaves. Growth of plants in equiosmotic solutions showed that the effect of NaCl on the plants was osmotic rather than ionspecific. Macronutrient solutions seemed to fare better as an osmoticum than PEG 1000.

Short-term uptake studies with two ecotypes of T.bulbosa and P.vulgaris var. Contender produced the following information:

- the non-halophyte generally absorbed more sodium and less potassium than the halophytic T.bulbosa of Velddrif and the ecotype of Stellenbosch from a solution containing both NaCl and KCl at $0.00005 \text{ mol.dm}^{-3}$.

- results of desorption, temperature and 2,4-dinitrophenol(DNP) treatments showed that metabolic processes were involved in absorption of potassium as well as sodium, although the degree of active or passive absorption seems to have differed with both species and ion.

OPSOMMING

1. Die aanpasbaarheid van die halofitiese plant Triglochin bulbosa L. by besoedeling van die Bergriviermonding en hoë soutkonsentrasies is ondersoek. Die verband tussen plant en omgewing is as volg bepaal: vergelykende analise van plant- en substraatmonsters; 'n anatomiese ondersoek en groei van plante in kultuurmedia met variërende soutkonsentrasies en osmotiese potensiale. Kennis betreffende die meganisme van ionopname is aangevul deur korttermyn-opnamestudies met afgesnyde wortels uit te voer.
2. Ontleding van die natuurlike substraat het getoon dat T.bulbosa L. in waterdeurdrenkte soutnatriumgronde voorkom. Dit is toestande waaronder min plante kan oorleef.
3. Uit analise van plantmateriaal is afgelei dat 'n hoogs spesifieke kaliumopnamemeganisme moontlik in die plante teenwoordig is. Hoër konsentrasies voedingselemente as wat normaal in nie-halofiete voorkom en toksiese konsentrasies aluminium en yster was in blare, wortels en risome aanwesig.
4. 'n Anatomiese studie het getoon dat die teenwoordigheid van aerenchiem in die kusekotipe van T.bulbosa moontlik bepalend kon wees vir dié plant se weerstand teen reduserende toestande en iointoksiteit. Sukkuleasie in die blare is toegeskryf aan die hoë konsentrasies natriumchloried wat daarin gevind is.
5. Groei van plante in ekwi-osmotiese oplossings het aangetoon dat die effek van natriumchloried op die plante moontlik eerder osmoties as ioonspesifiek is by die plante. Makrovoedingstowwe is by PEG 1000 as osmotikums aanbeveel.
6. Korttermynopnamestudies met twee ekotipes van T.bulbosa en P.vulgaris var. Contender het aangetoon dat meer natrium en minder kalium deurgaans deur die nie-halofiet ten opsigte van die halofitiese T.bulbosa van Velddrif en die ekotipe van Stellenbosch

opgeneem is by 'n konsentrasie van $0.00005 \text{ mol.dm}^{-3}$ NaCl en KCl. Resultate van desorpsie-, temperatuur- en 2,4-dinitrofenol(DNP)-behandelings het getoon dat metaboliese opname wel betrokke was by opname van kalium sowel as natrium by al drie plante. Die graad van betrokkenheid van aktiewe en/of passiewe opname by die onderskeie plante en ione skyn egter verskillend te wees.

INHOUDSOPGAWE

HOOFSTUK.....	BLADSY
1 INLEIDING EN ALGEMENE LITERATUUROORSIG	1
2 ONTLEDING VAN DIE NATUURLIKE SUBSTRAAT	5
2.1 Grond.....	5
2.1.1 Inleiding.....	5
2.1.2 Materiaal en metodes	9
2.1.3 Resultate en bespreking	10
2.2 Water	15
2.2.1 Inleiding.....	15
2.2.2 Materiaal en metodes	16
2.2.3 Resultate en bespreking	16
3 ANALISE VAN NATUURLIKE PLANTMINERALE-INHOUD	19
3.1 Inleiding.....	19
3.2 Materiaal en metodes	21
3.3 Resultate en bespreking	22
4 ANATOMIESE STUDIE	28
4.1 Inleiding.....	28
4.2 Materiaal en metodes	28
4.3 Resultate en bespreking	29
5 GROEI VAN PLANTE IN EKWI-OSMOTIESE OPLOSSINGS	37
5.1 Inleiding.....	37
5.2 Materiaal en metodes	39
5.3 Resultate en bespreking	40
6 KORTTERMYNOPNAMESTUDIES MET AFGESNYDE WORTELS	50
6.1 Inleiding.....	50
6.2 Materiaal en metodes	51
6.3 Resultate en bespreking	53
7 ALGEMENE BESPREKING EN GEVOLGTREKKINGS	60
LITERATUURVERWYSINGS	68

HOOFSTUK 1

INLEIDING EN ALGEMENE LITERATUUROORSIG.

Getyrviere is vanaf die vroegste tye om verskeie redes vir die mens van belang. Hawens, dorpe en stede het op hul oewers en by hul mondinge tot stand gekom, hul is vir ontspanningsdoeleindes aangewend en les bes ook as afsetgebiede vir industriële en huishoudelike afval.

Volgens 'n verslag van die Getyrviere-program van die Suid-Afrikaanse Nasionale Komitee vir Oseanografiese Navorsing verskyn die Bergrivier tweede op 'n lys van getyrviere waarvoor navorsing gebiedend noodsaaklik geword het (Anon., 1983). Dit is hoofsaaklik toe te skryf aan menslike toedoen deur die ontwikkeling van industrieë en ontspanningsfasiliteite (onder andere 'n marine-skema), asook die teenwoordigheid van bestaande en beoogde reservate, en die vooruitsig van meer damme in die rivier. Volgens die Departement van Omgewingsake sal die verbruik van water oor die volgende twintig jaar geweldig toeneem en sal die afloop van die rivier in die jaar 2000 verminder het van $600 \times 10^6 \text{ m}^3$ tot $210 \times 10^6 \text{ m}^3$ per jaar (Anon., 1983).

Bestuursprobleme word reeds 'n geruime tyd met die Bergrivier ondervind (Anon., 1983, Van Wyk, 1983). Die toestand word beskryf as swak by die monding en redelik in die middelste en hoër gedeeltes van die getyrvier (Anon., 1986). Konsentrasies van elemente wat as plantvoedingstowwe beskou kan word, sowel as die van swaarmetale het sedert die middel sewentiger tot die vroeë tagtigerjare toegeneem (Van Wyk, 1983). Veral baggerwerke in die riviermonding was vir 'n styging in die konsentrasie swaarmetale en ander toksiese stowwe verantwoordelik. Lae konsentrasies swaarmetale kan groei bevorderend wees (Grindley & Heydorn, 1979), maar dit is alom bekend dat hoë konsentrasies ernstige nadelige effekte op plantegroei kan hê.

Hoë saliniteit is kenmerkend van soutmoerasse (soos ook by die monding van die Bergrivier) en dus is die mate van soutverdraagsaamheid 'n belangrike faktor wat sal bepaal watter plantsoorte in so 'n gebied sal voorkom. Verder is aangedui dat die soutkonsentrasie van water in die Bergrivier as gevolg van

landbou-aktiwiteite toeneem van hoër op in die rivier tot by die Misverstanddam . Die verandering in waterkwaliteit kan dus ook bepalend wees vir die spesiesamestelling van die soutmoeras.

Chapman (1974) het verskillende Triglochin-soorte op grond van verdraagsaamheid teenoor hoë soutkonsentrasies tydens saadontkieming as stenohalofiete (plante met lae verdraagsaamheid) geklassifiseer. Volgens Becker, Van Wyk & Wessels (ongepubliseer) kan volwasse plante van T.bulbosa L. egter soutkonsentrasies tot 1550 mol.m^{-3} weerstaan.

Volgens Chapman (1976) is verdwerging 'n algemene effek wat hoë saliniteit op plante het. As rede word aangevoer dat natrium in die selle osmotiese wanbalanse kan veroorsaak, asook dat die meganisme van kalsium opname nadelig beïnvloed mag word.

Parham (1970 - soos aangehaal deur Ranwell, 1972), Termaat & Munns (1986), en Raitt (1988) onder andere het plante in ekwi-osmotiese oplossings gekweek om vas te stel of die effek van natrium op die plante ioonspesifiek of osmoties van aard is. Uiteenlopende resultate is egter met die verskillende plante verkry.

Volgens Van Wyk (1983) beweer Jefferies (1972) dat daar by sekere Triglochin-soorte 'n ioonwanbalans tussen K en Na ontstaan wanneer 'n oormaat soute geabsorbeer word, met 'n gevolglike vermindering in groeitempo. Van Wyk (1983) beweer dat dwergplante sodoende kan ontstaan.

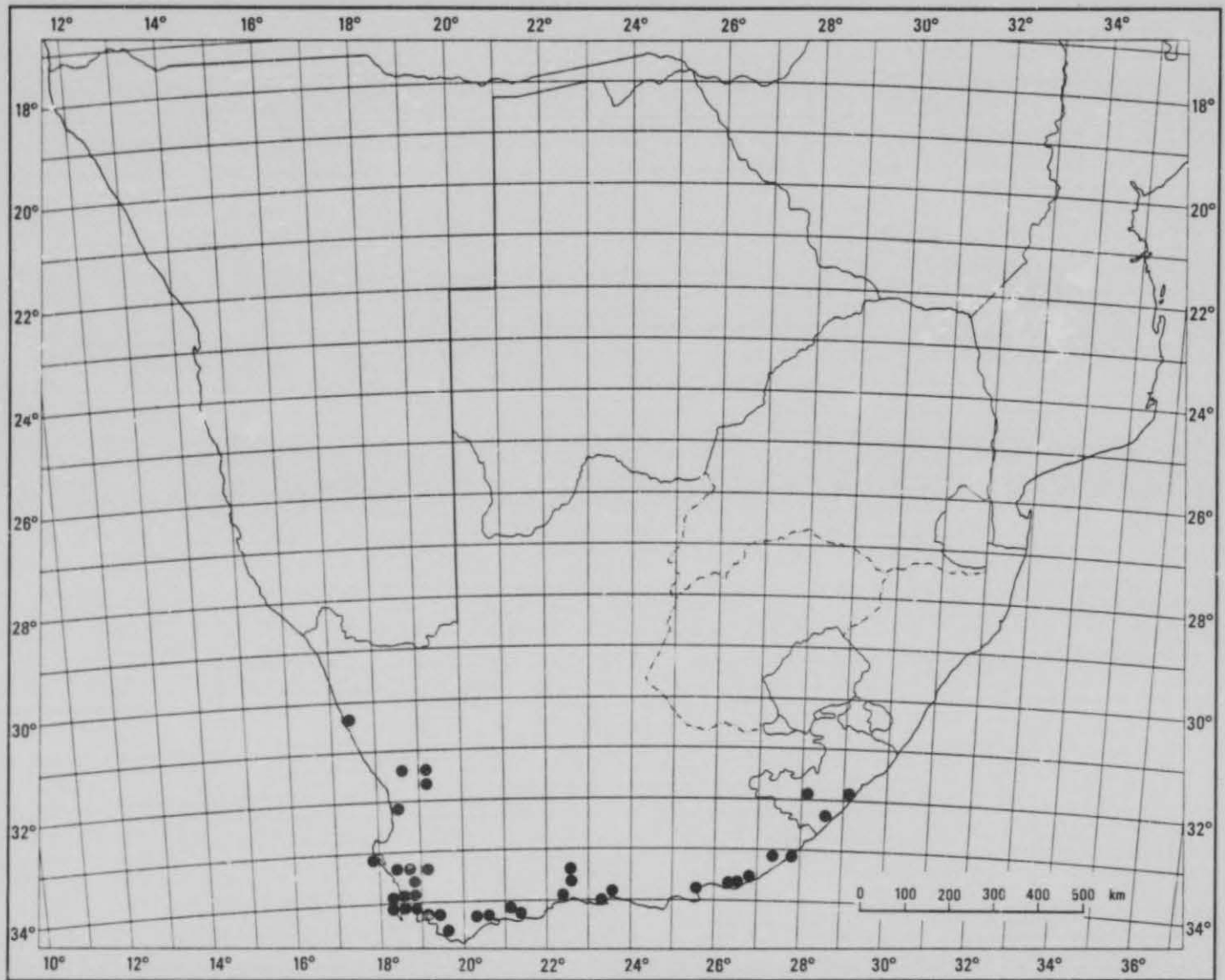
Chapman (1976) het voorts drie groepe soutmoerasplante geïdentifiseer, nl. (a) sukkulente wat aan die einde van die groeiperiode van oortollige soute ontslae raak deurdat dele van die plant verdroog en afval, (b) plante met soutkliere wat sout uitskei, en (c) plante waarvan die blare aan die einde van die groeiseisoen afsterf. In die geval van T.bulbosa L. is duidelike afsterwing van blare aan die einde van die groeiseisoen waargeneem (Van Wyk, 1983). Die blare is ook sukkulent en soutuitskeiding vind plaas (Obermeyer, 1966). Dit blyk gevolglik dat hierdie plantsoort 'n kombinasie van drie fisiologiese strategieë aanwend vir die oorlewing by hoë soutkonsentrasies.

Volgens 'n opsomming uit die SANWP-verslag no.68 was in 1983 slegs drie uit die vyftien ondersoekte wat wel op biologiese prosesse in getyrieviere gedoen is botanies van aard, en slegs een hiervan het botaniese navorsing as hoofdoel gehad (Anon.,1983). Aangesien T.bulbosa L. as 'n goeie verteenwoordiger van die plantegroei van die Bergrivier, asook van ander soortgelyke ekosisteme (Fig. 1 - Anon., 1988) beskou kan word, is hierdie plantsoort in die huidige ondersoek gebruik.

As motivering vir 'n ekofisiologiese ondersoek van hierdie aard kan die onderstaande aangevoer word:

Eerstens, die huidige vlak van besoedeling in veral die monding van die Bergrivier en die verskil van mening aangaande die aanpasbaarheid van T.bulbosa by hoë soutkonsentrasies. Ten einde meer lig hierop te probeer werp, is aan aspekte soos die volgende aandag geskenk: Die verband tussen plant en omgewing deur 'n vergelykende analise van plant- en substraatmonsters; 'n anatomiese ondersoek en groei van plante in kultuurmedia met variërende soutkonsentrasies en osmotiese potensiale.

Tweedens, die gebrek aan deeglike kennis betreffende die meganisme van ionopname (veral die van Na en K) deur halofiete (Flowers, Troke & Yeo, 1977). Om hierdie leemte aan te vul is korttermyn-opname studies met gemerkte elemente en afgesnyde plantmateriaal uitgevoer.



Figuur 1. Die verspreiding van *Triglochin bulbosa* L. in die Kaaprovinsie.

HOOFSTUK 2

ONTLEDING VAN DIE NATUURLIKE SUBSTRAAT.

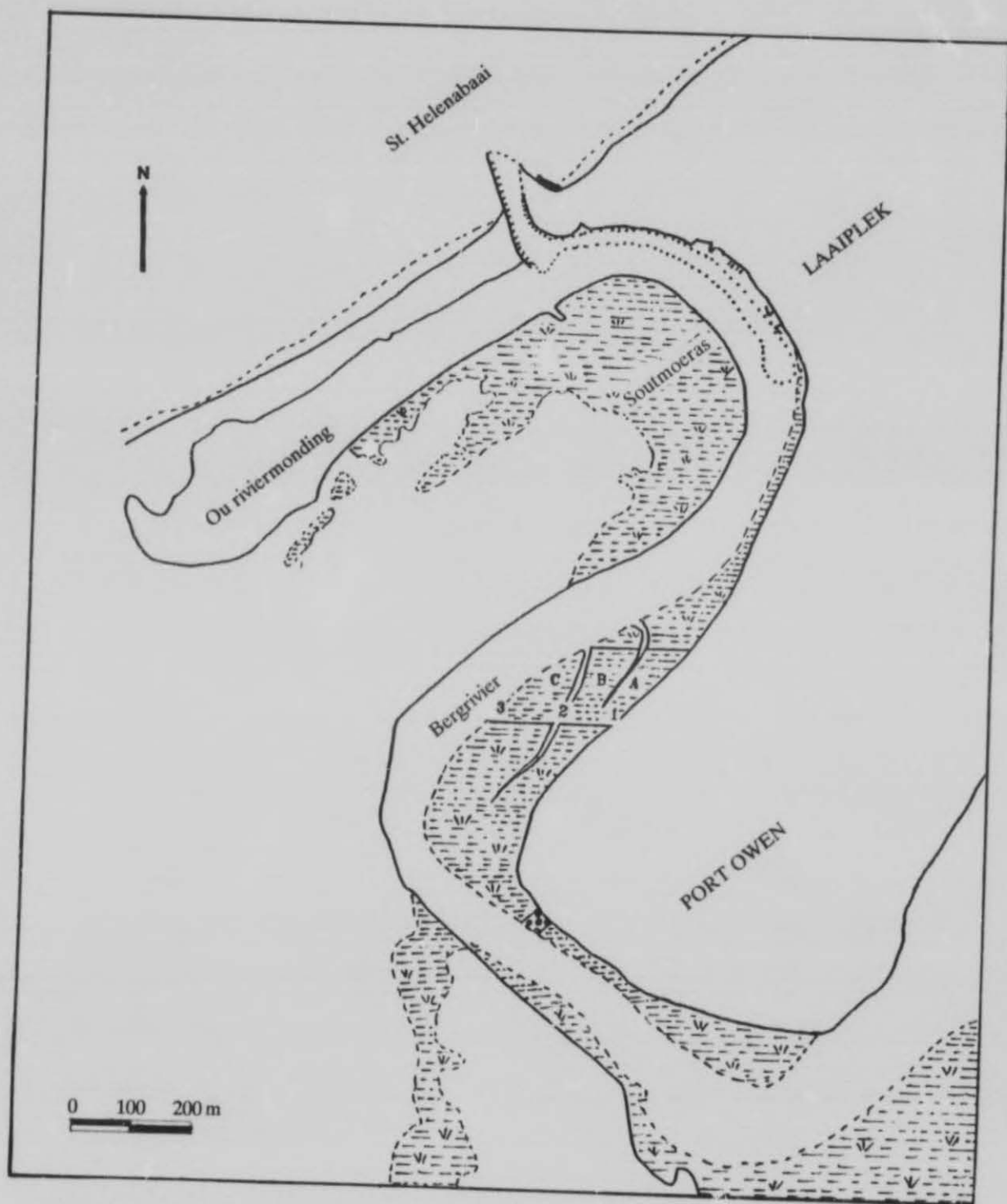
2.1 GROND.

2.1.1 Inleiding.

Om insig oor die plant se aanpassing tot sy omgewing te verkry, is kennis van die aard van die natuurlike groeimedium noodsaaklik. Die skadelike effek van braktoestande op plante is toe te skryf aan een of meer van die volgende: (a) die totale ioonkonsentrasie van die grondoplossing kan vlakke bereik wat plasmolise van die wortelselle veroorsaak; (b) 'n osmotiese effek ontstaan waardeur die hoeveelheid toeganklike water in die grond verminder word; (c) sekere ione (bv. Cl^+ , Na^+ en Mg^{2+} onder andere) kan toksies wees vir spesifieke plante indien hul in te hoë konsentrasies voorkom; (d) hoë natriumversadiging gaan gewoonlik gepaard met 'n hoë pH wat op sy beurt tot voedingsprobleme ten opsigte van die meeste spoorelemente (uitgesonderd Mo) asook van fosfaat kan lei; (e) probleme met dreinerings en deurlugting as gevolg van ontvlokking van grondkolloïde wat deur 'n hoë persentasie natriumversadiging veroorsaak word en (f) 'n versteurde balans in kationvoeding veral ten opsigte van kaliumopname as gevolg van hoë persentasie natrium in die grondoplossing (Mengel & Kirkby, 1987).

Volgens Morss (1927) is die konsentrasies soute in die grond van 'n aantal faktore afhanklik byvoorbeeld die hoeveelheid reënval (loging van soute), hoogte van die vooraangaande gety, teenwoordigheid van soutkanale, meganiese samestelling van die grond (kleikolloïede bind natriumione sterker as sandgronde), hoogte van die moeras in verhouding tot die frekwensie van oorfloeding, teenwoordigheid van enige varswaterinvallei en diepte van die watertafel (hoe nader aan die oppervlak - hoe meer konstant is grondsaliniteit en teenwoordigheid van 'n bepaalde tipe plantegroei).

Die deel van die soutmoeras waar grondmonsters versamel is, is geleë aan die regteroewer van die Groot-Bergrivier, ongeveer 1,5 km vanaf die kus (Fig. 2.1). Die perseel is ongeveer 1,5 tot 2 m bo seespieël en is geleë op die vloedvlakte van die rivier. Die gronde is tipiese jong alluviale afsettings van die Dundee en



Figuur 2.1 Die Berggriviermond.

Westleigh-grondvorme (Schloms - persoonlike mededeling) en onderliggende materiaal van die Westleigh-grondvorm is sonder uitsondering vergelyk (De Villiers *et al.*, 1984).

Vanweë hul posisie is die gronde onderhewig aan periodieke natheid en is 'n watertafel van vars en seewater altyd op 'n sekere diepte teenwoordig. Die periodieke oorstroming veroorsaak dat gronde oor baie swak dreinerings beskik en daar is gewoonlik reduserende toestande teenwoordig (Schloms - persoonlike mededeling).

Gemiddelde jaarlikse reënval naby die riviermonding is 250 - 380 mm. . As gevolg van die droë seisoen en ongereelde winterreëns varieer die hoeveelheid afloop van die rivier baie (Harrison, 1964). Dié seisoenale veranderinge in rivierafloop en die daarmee gepaardgaande veranderinge in saliniteit en troebelheid is bepalend vir die ekologie van die getyrvier (Day, 1981).

Die saliniteit van die getyrvier is afhanklik van sowel die afloop van die soutryke Malmesbury skalies as die see wat in die rivier opstoot (Van Wyk, 1983). Verder word die saliniteit van die Bergrivier eerder bepaal deur partikelgrootte as deur gronddiepte. 'n Algemene tendens was hoër saliniteite in sedimente van klein partikelgrootte en laer saliniteite in sedimente van growwer tekstuur (Van Wyk, 1983).

Die tipe braktoestande wat heers in die grond is bepalend vir grondeienskappe en dus ook vir aanpassing van die plant. Daar word drie verskillende tipes braktoestande onderskei na gelang daarvan of die probleem toe te skryf is aan hoë konsentrasies vrye soute (soutbrakgrond), slegs 'n hoë persentasie natriumversadiging (natriumgrond) of 'n kombinasie van albei (soutnatriumgrond) (Anon., 1954).

Die weerstand van 'n versadigde pasta en/of die spesifieke geleiding van 'n versadigde ekstrak daarvan, is 'n aanduiding van die hoeveelheid vrye soute wat teenwoordig is in 'n grond. Weerstandswaardes onder 200X is 'n aanduiding van definitiewe braktoestande, terwyl spesifieke geleiding van 400 mS/m en 200 mS/m (lg. vir baie soutsensitiewe gewasse) by 25 °C as grenswaardes vir gewasse in die V.S.A. aangegee word (Mengel & Kirkby, 1987).

Die waterstofioonkonsentrasie van die grondoplossing beïnvloed die oplosbaarheid van grondminerale, aktiwiteite van mikroörganismes en plantwortels tot 'n groot mate. Lae pH bevorder veral die oplosbaarheid van soue soos NaCl, karbonate, fosfate en sulfate.

Volgens Rorison (1980 - soos aangehaal deur Mengel & Kirkby, 1987) is die opnametempo van verskeie voedingstowwe ook pH-afhanklik. Plantspesies is tot verskillende mate in staat om aan te pas by verskille in waterstofioonkonsentrasies in die grondoplossing en meegaande effekte wat hierdie pH-veranderinge in die grond induseer (Hackett, 1964).

Alkaliese gronde (natriumgronde) het normaalweg 'n redelik hoë pH (7.5 -10.0; Mengel & Kirkby, 1987). Volgens Ponnamperuma (1972) lei die reduksie van H^+ deur die relatiewe oormaat elektrone in waterdeurdrenkte gronde tot 'n pH-toename. Kalkagtige gronde en natriumgronde verlaag egter in pH wanneer dit oorstrom of deurdrenk word as gevolg van CO_2 wat oplos (Cho & Ponnamperuma, 1971).

Volgens Mengel & Kirkby (1987) beweer Mikkelsen *et al.* (1978) dat pH van oorstromde gronde varieer, naamlik hoër pH's bedags (waardes tot pH = 10) en laer pH's snags. Sulke hoë pH-waardes bedags kan lei tot groot verliese aan NH_3 as gevolg van vervlugting , veral onder toestande van gunstige wind en hoë temperatuur (Savant & De Datta, 1982).

Onderliggende grondlae van deurdrenkte gronde is swak deurlug en blougrys van kleur as gevolg van die teenwoordigheid van Fe^{2+} . Dit is hier wat NO_3^- afkomstig van die boonste deurlugte laag gereduseer word tot N_2 en oksiedes van N wat mag vervlugtig. Verder beïnvloed oorstroming volgens Ponnamperuma (1978) ook beskikbaarstelling van plantvoedingstowwe buiten stikstof (soos aangehaal deur Mengel & Kirkby, 1987).

Waar die rivier in St. Helena-baai uitmond by die klein dorpie Velddrif en Laaipek is 'n aantal ontwikkelinge gedoen, naamlik die konstruksie van 'n nuwe riviermonding, baggering van 'n navigasiekanaal vir vissersbote en die bou van 'n marine skema naby Velddrif.

Verhoogde temperatuur en saliniteit asook 'n laer suurstofgehalte van die water is deur die baggering van die rivier veroorsaak. Verder is vlakke van voedingstowwe en konsentrasies spoormetale in die hele estuarium verhoog in vergelyking met waardes wat in die sewentigerjare verkry is. Daar het 'n algemene toename in Cd, Pb, Fe, Zn, Cu en Ni plaasgevind (behalwe mangaan, wat 'n afname getoon het). Die rede vir die toename is nie bekend nie, maar dit is moontlik toe te skryf aan aktiwiteite van die visfabriek en hawe. Hoër ysterkonsentrasies is ook waargeneem in baggersedimente self (Van Wyk, 1983).

2.1.2 Materiaal en metodes.

Struikelblokke in die evaluering van die aanpasbaarheid van halofiete is onder andere dat verskeie metodes gebruik is om die saliniteit van soutmoerasgronde weer te gee. Verder is ekologiese saliniteitskriteria moeilik vergelykbaar met dié wat algemeen deur landboukundiges gebruik word (Mudie, 1974). In hierdie studie is landbousaliniteitskriteria gebruik om ekologiese saliniteit te beskryf.

Die hele area wat ondersoek is, is in 3 persele (A, B & C) van tien blokke elk verdeel. Uit elke perseel is 6 lokaliteite ewekansig gekies wat ses herhalings vir die spesifieke grond verteenwoordig het. Ses submonsters van onderskeidelik bo- en ondergrond (15 cm diep) is by elk van die lokaliteite geneem. Perseel A was droër as B en C waar staande water voorgekom het.

Geen formele klassifikasie van gronde is gedoen ten opsigte van partikelgrootte en tekstuur nie. Al die gronde wat ondersoek is, was egter van fyn tekstuur - óf klei óf fyn tot baie fyn sand.

Die weerstand en spesifieke geleiding van 'n versadigde grondpasta is gemeet en die natriumabsorpsievermoë (NAV) bereken volgens voorskrifte vir die ondersoek van grond en water vir brakgevaar (Anon., 1954). Geen temperatuurkorreksies is aangebring nie. Persentasie versadiging is ook bereken. Klassifikasie van die tipe brakgrond is gedoen ten opsigte van spesifieke geleiding en persentasie natriumversadiging volgens parameters verskaf vir indeling van soutbrak-, natrium- en soutnatriumgronde (Anon., 1954).

GrondpH van 'n versadigde pasta, 'n suspensie van grond met KCl en 'n suspensie van grond met water is bepaal om met behulp van die KCl die seisoensvariasie in pH, soverre dit aan soutakkumulasie toegeskryf kan word, uit te skakel (Anon., 1954).

Organiese materiaalinhoud van die grond is bepaal deur die sg. Walkley Black-metode (A.S.A & S.S.S.A., 1982). Stikstofbepalings is gedoen met behulp van die makrokjeldahlmetode (Jackson, 1958).

Vir bepaling van toeganklike fosfaat is 'n sitroensuurekstrak (1% sitroensuuroplossing, formalien) voorberei en die fosfaat spektrofotometries bepaal met behulp van 'n standaardkromme (Departement Landbou-ontwikkeling, Winterreënstreek - privaatmededeling).

Oplosbare soute in grondmonsters is bepaal sodra die weerstand van die grond minder as 500 ohm was. Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} en K^+ in 'n versadigde ekstrak is met behulp van 'n atoomabsorpsiespektrofotometer bepaal (Anon., 1954).

Bepaling van karbonate en chloriede in die versadigde ekstrak is uitgevoer volgens voorskrifte gegee vir soortgelyke bepalinge in water (Anon., 1954).

2.1.3 Resultate en bespreking.

Klassifikasie van die tipe brakgrond.

Bogronde:

Uit weerstand en spesifieke geleidingswaardes is afgelei dat die aard van die grond definitief brak is (Tabel 2.1).

Die laer soutkonsentrasie in area A is toegeskryf aan die feit dat die gebied periodiek deur die rivier oorstroom word en nie in direkte kontak met die rivier is nie. Area B en C is meer blootgestel aan die invloed van hoër soutkonsentrasies van gemengde see- en varswater. Soute sowel as die NAV in B blyk die hoogste te wees, gevolg deur die van C en A.

Tabel 2.1. Persentasie versadiging (% VERS), weerstand, spesifieke geleiding (EC_e) en natriumadsorpsieverhouding (NAV) \pm standaardfout van gronde afkomstig vanuit die natuurlike habitat van *T.bulbosa* by Velddrif.

GROND	% VERS	WEERSTAND	EC_e	NAV
Bo:		(Ω)	(S/m)	
A	68.5 \pm 5.5	12.9 \pm 0.9	5.5 \pm 0.6	64.9 \pm 8.0
B	82.0 \pm 9.5	10.0 \pm 1.6	7.4 \pm 1.0	92.1 \pm 9.6
C	70.2 \pm 5.5	10.0 \pm 0.9	7.4 \pm 0.6	83.0 \pm 11.5
Onder:				
A	68.8 \pm 2.4	12.1 \pm 0.6	5.3 \pm 0.6	57.8 \pm 4.7
B	88.2 \pm 4.1	10.3 \pm 1.0	5.5 \pm 1.1	80.0 \pm 12.1
C	75.7 \pm 2.4	10.7 \pm 0.6	6.7 \pm 0.6	72.7 \pm 9.2

Ondergrond:

Geen noemenswaardige verskille van die soutkonsentrasies in die ondergrond ten opsigte van dié in die bogrond is deur geleidings- en oënskynlik hoër weerstandswaardes aangedui nie. Voorts het die NAV van die drie persele (A, B & C) ook nie betekenisvol verskil nie (Tabel 2.1).

Al drie persele is as soutnatriumgronde geklassifiseer.

pH-bepalings.

Bogrond:

GrondpH's was oor die algemeen effens suur tot relatief neutraal (Tabel 2.2).

Tabel 2.2. pH-waardes van soutmoerasgronde (bo- en ondergrond) afkomstig van die natuurlike habitat van T.bulbosa by Velddrif. Standaardfout is aangedui.

GROND	pH		
Bo: (KCl SUSPENSIE)	(H ₂ O SUSPENSIE)	(H ₂ O PASTA)	
A	7.4 ± 0.2	7.7 ± 0.3	7.3 ± 0.2
B	6.2 ± 0.1	6.4 ± 0.1	6.1 ± 0.1
C	6.1 ± 0.1	6.3 ± 0.1	6.0 ± 0.1
Onder:			
A	7.0 ± 0.3	7.3 ± 0.3	6.9 ± 0.3
B	5.5 ± 0.3	5.6 ± 0.3	5.4 ± 0.3
C	5.7 ± 0.2	5.9 ± 0.3	5.6 ± 0.2

Die pH van perseel A was hoër en duidelik kenmerkend van 'n alkaliese (natrium-) grond, terwyl dié van B en C goed gekorreleer het met die laer pH-waardes wat normaalweg met oorstromde gronde geassosieer word (Mengel & Kirkby, 1987). Voedingstofopname behoort nie negatief beïnvloed te word deur pH's van hierdie grootte-orde nie.

Ondergrond:

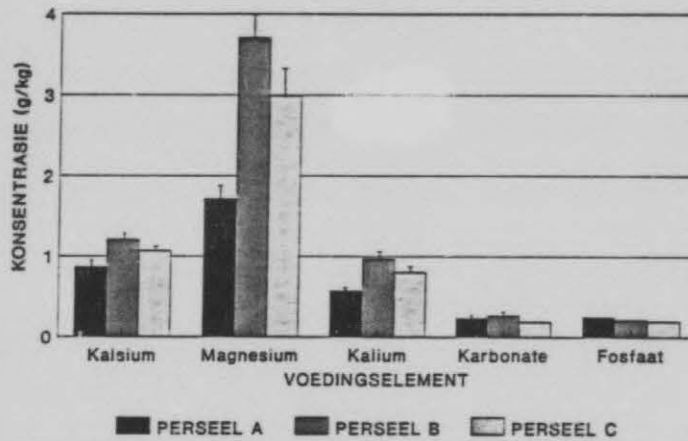
Die pH's in die ondergrond was laer as die in die bogrond, en dié van perseel A, soos in die geval van die bogrond, hoër as die in persele B en C.

Beskikbaarheid van voedingstowwe.

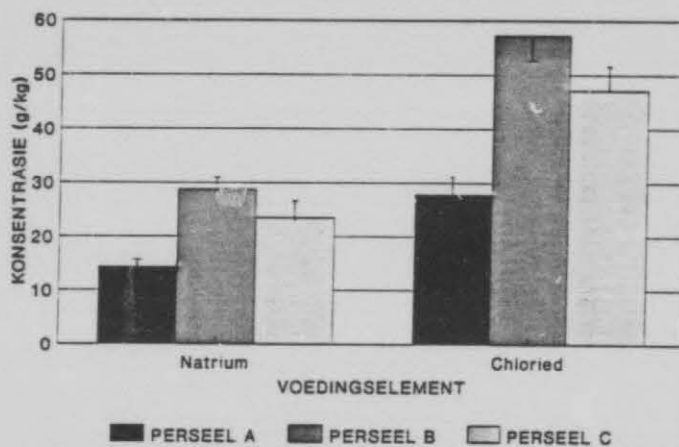
Bogrond:

Konsentrasies van voedingstowwe in perseel B was hoër as in C en A, uitgesonderd fosfate en karbonate waar waardes nie betekenisvol verskil het nie (Fig. 2.2).

a)



b)



Figuur 2.2 Beschikbaarheid van voedingstowwe in die bogrond van die natuurlike substraat van *T.bulbosa* afkomstig van die Berggriviermonding ($\text{mg.kg}^{-1} \pm$ standaardfout):
 a) Kalsium, magnesium, kalium, karbonate & fosfaat; b) Natrium & chloried.

Die beskikbaarheid was soos volg: $\text{Cl}^- > \text{Na}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{Ca}^{2+} > \text{K}^+ > \text{P} = \text{CO}_3^{2-}$. Die hoeveelheid fosfaat was hoog indien dit vergelyk word met waardes van 0 tot 0.5 dpm wat gewoonlik in grondoplossings verkry word (Epstein, 1972). Hierteenoor was die kalium- en kalsiumkonsentrasies besonder laag in verhouding tot die ander elemente. Die persentasie stikstof en persentasie organiese materiaal was ook relatief laag in die grond indien dit vergelyk word met hoeveelhede wat normaalweg in landbougrond voorkom (Tabel 2.3), maar tog voldoende indien dit vergelyk word met substrate waarin natuurlike plantegroei voorkom.

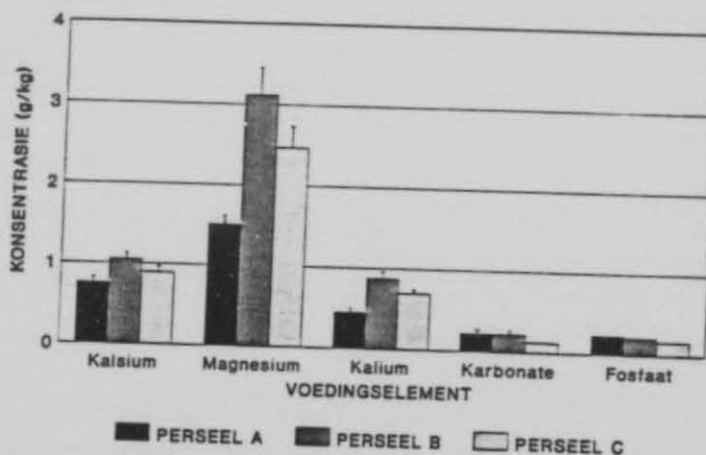
Tabel 2.3. Persentasie organiese materiaal(OM) en stikstof(N) in die grond afkomstig van die natuurlike habitat van *T.bulbosa* by die Bergriviermonding. Standaardfout is aangedui.

GROND	A	B	C
Boggrond:			
% OM	4.6 ± 0.6	6.5 ± 1.1	6.4 ± 0.6
% N	2.8 ± 0.4	3.9 ± 0.1	3.6 ± 0.1
Ondergrond:			
% OM	4.5 ± 0.5	6.6 ± 0.8	6.0 ± 0.5
% N	2.7 ± 0.3	3.6 ± 0.2	3.2 ± 0.3

Ondergrond:

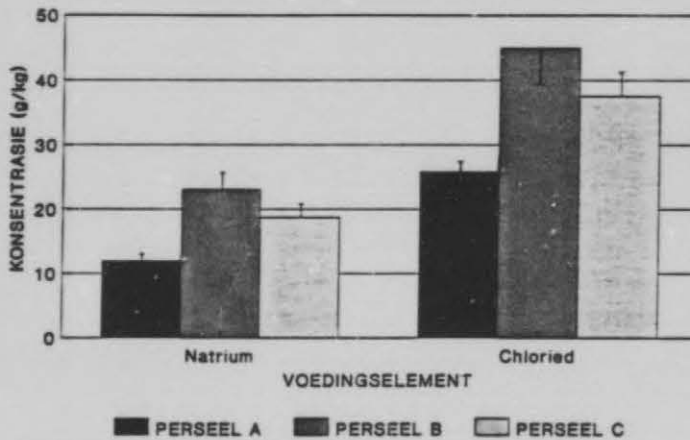
Soute in die ondergrond was deurgaans minder as in die boggrond, maar bogenoemde tendense het dieselfde gebly (Fig. 2.3).

a)



Figuur 2.3 Beskikbaarheid van voedingstowwe in die ondergrond van die natuurlike substraat van *T.bulbosa* afkomstig van die Bergriviermonding ($\text{mg.kg}^{-1} \pm$ standaardfout):
a) Kalsium, magnesium, kalium, karbonate en fosfaat.

b)



Figuur 2.3 Besikbaarheid van voedingstowwe in die ondergrond van die natuurlike substraat van *T.bulbosa* afkomstig van die Bergvlietmonding ($\text{mg.kg}^{-1} \pm$ standaardfout):
b) Natrium en chloried.

Kalsium, fosfaat en persentasie stikstof was nie noemenswaardig verskillend by die drie persele nie (Tabel 2.3; Fig. 2.3).

2.2 WATER.

2.2.1 Inleiding.

Waterkwaliteit word nie net deur die totale soutkonsentrasie bepaal nie, maar ook deur die relatiewe hoeveelheid natrium wat dit bevat. Te hoë natriumkonsentrasies in die water kan akkumulasie in die grond en meegaande fisiese probleme ten opsigte van struktuur en permeabiliteit veroorsaak. Die natriumabsorpsieverhouding (NAV) verskaf 'n gerieflike indeks van die toestand (Anon., 1954).

Wanneer blare benat word met besproeiingswater met 'n te hoë chloriedkonsentrasie, vind blaarrantskroei plaas of blare verdroog en val selfs af. Alhoewel verskillende plantsoorte grootliks in hul gevoeligheid teenoor chloriede verskil word as algemene reël aanvaar dat besproeiingswater nie meer as

5.6 me.dm^{-3} moet bevat nie (Mengel & Kirkby, 1987). Sommige plante neig ook meer om chloriede deur die wortels op te neem en daardeur beskadiging van die blare te toon.

2.2.2 Materiaal en metodes.

Watermonsters is direk uit die Bergrivier (3), sowel as by twee soutkanale (1 & 2) versamel vir ontledingsdoeleindes (Fig.2.1). Geskiktheid van water is beoordeel met behulp van klassifikasie aan die hand van sout- en natriumgevaar. Weerstand, spesifieke geleidingsvermoë, pH, waterkwaliteit, Cl^- en CO_3^{-2} is bepaal volgens gegewe voorskrifte van Anon. (1954). Katione en konsentrasies van swaar metale is met behulp van die atoomabsorpsiespektrofotometer bepaal. Slegs een herhaling per monster is uitgevoer. Benaderde osmotiese potensiaal (MPa) is bereken as $\text{EC}_e (\text{mS.m}^{-1}) \times -0.36$ (Anon., 1954).

2.2.3 Resultate en bespreking.

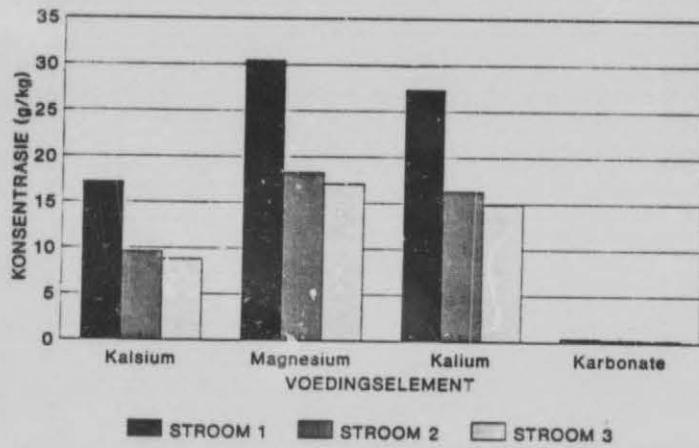
Spesifieke geleidings- en weerstandswaardes het duidelik hoë konsentrasies soute in die water aangetoon. Wat waterkwaliteit betref was die water glad nie geskik vir besproeiingsdoeleindes nie en hou 'n baie groot gevaar in vir plante betreffende natrium sowel as neutrale soute (Tabel 2.4; Fig. 2.4).

Benaderde osmotiese potensiaal (OP) (Tabel 2.4) was baie laer as dié in nie-saline gebiede (± -0.1 tot -0.2 MPa) waar wel voldoende water beskikbaar is. Osmotiese potensiaal van Hoagland voedingsoplossing, afhangende van temperatuur en pH, is tipies -0.074 MPa (Epstein, 1972).

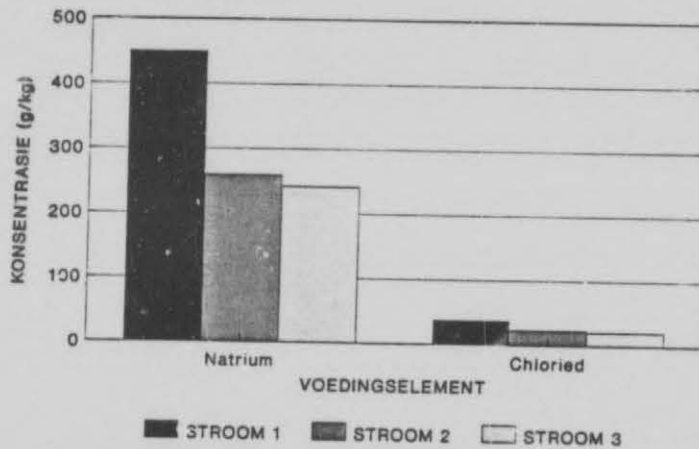
Tabel 2.4 pH, temperatuur(TMP), weerstand, spesifieke geleiding (EC_e), natriumabsorpsieverhouding (NAV) en benaderde osmotiese potensiaal (OP) van water in die estuarium by die Berggriviermonding waar *T.bulbosa* natuurlik voorkom.

WATER	pH	TMP	WEERSTAND	EC_e	NAV	OP
STROOM		$^{\circ}\text{C}$	(Ω)	(S/m)		(MPa)
1	7.85	17.8	< 10	6.38	476.97	-2.30
2	7.85	17.7	< 10	4.44	357.55	-1.60
3	7.86	17.7	< 10	4.13	346.17	-1.49

a)



b)



Figuur 2.4. Konsentrasies soute teenwoordig in die water afkomstig van die Bergriviermonding ($\text{mg.kg}^{-1} \pm$ standaardfout) waar *T.bulbosa* natuurlik voorkom:
a) Kalsium, magnesium, kalium, karbonate en fosfaat;
b) Natrium & chloried.

Konsentrasies soute in water van al drie monsters was baie hoër as in die grond, veral ten opsigte van natrium. Die hoogste konsentrasie soute was in die stroom die verste van die rivier geleë. Dit is toegeskryf aan hoër verdampingstempo's en 'n kleiner invloed van die varswater van die rivier.

Die hoë soutkonsentrasies in die water - veral natrium en chloried - sal by meeste gewasse beskadiging veroorsaak indien dit op die loofdele beland. Die plant Triglochin bulbosa L. is dus dramaties aangepas om hierdie toestand te kan oorleef.

Die konsentrasies spoorelemente (Fe, Mn, Zn) was laer as in 'n Hoagland voedingsoplossing (Tabel 2.5), maar tog hoër as in water van die riviermonding soos deur Van Wyk (1983) vasgestel.

Tabel 2.5. Spoorelementkonsentrasies van swaarmetale in die water afkomstig vanaf die Bergriviermonding waar T.bulbosa natuurlik voorkom in vergelyking met dié in Hoagland voedingsoplossing (mg.kg^{-1}).

WATERKwaliteitsbepaling (dpm)				
STROOM	1	2	3	Hoagland*
Fe	0.70	0.30	0.25	1.12
Mn	0.16	0.07	0.07	0.11
Zn	0.06	0.04	0.04	0.13

* Volgens Johnson *et al.* (1957).

In vergelyking met grond en water wat normaalweg in die groei van nie-halofiete en gewasse met matige soutbestandheid betrokke is, kan die afleiding gemaak word dat uiterste braktoestande heers waaronder min plante sal oorleef. Dit wil voorkom asof osmotiese eerder as pH-geïnduseerde effekte bepalend kan wees vir die plant se aanpassing. Dit is moontlik omdat die variasie in pH nie so drasties was dat dit algemene voedingsstofopname sou belemmer nie. Verder was die plant in staat om aan te pas by reduserende toestande in die grond.

HOOFSTUK 3

ANALISE VAN NATUURLIKE PLANTMINERALE-INHOUD.

3.1 Inleiding.

Groot verskille is gevind in aanpassing van plante by braktoestande en die wyses waarop hulle die spanning tolereer (Flowers et al., 1977). Daar is hoofsaaklik vier maniere waarvolgens plante by hoë soutkonsentrasies kan oorleef, naamlik aktiewe uitsluiting (Greenway, 1962), uitskeiding (Greenway & Rogers, 1963), verdunning van die soute binne die plantweefsel (Greenway et al., 1965) of ionophoping in weefsels (Ranwell, 1972).

Nie-halofiete reageer teenoor saliniteit basies deur ionuitsluiting, en die meeste is blaaruitsluiters wat hoë konsentrasies Na^+ en K^+ in hul wortels en stingels kan akkumuleer (Flowers et al., 1977).

Triglochin bulbosa vertoon duidelik halofitiese meganismes van aanpassing. Halofiete akkumuleer massiewe hoeveelhede ione gedurende osmotiese aanpassing. Die ione is meesal Na^+ en Cl^- maar organiese anione kan in sommige spesies van besondere belang wees (Flowers et al., 1977). Die grootste hoeveelheid Na^+ en Cl^- in die plante is in die loot teenwoordig en halofiete kan soutkonsentrasies gelyk aan of hoër as dié van seewater in hul blare akkumuleer (Flowers, 1975).

Hoogs spesifieke ionopnamemeganismes stel halofiete in staat om essensiële elemente te absorbeer in teenwoordigheid van oormaat ander elemente (Flowers, 1975). Vir die meeste plante, behalwe sommige halofiete, is natrium nie 'n essensiële voedingselement nie (Mengel & Kirkby, 1987). Natrium is nie noodsaaklik vir die voeding van Triglochin bulbosa L. nie (Becker et al., 1986).

Kaliumvlakke kan hoër wees in halofiete as in nie-halofiete. Na^+/K^+ -verhoudings is gewoonlik hoog in halofiete in teenstelling met nie-halofiete, alhoewel daar 'n verryking van kalium in die plant is in verhouding tot die medium (Flowers, 1975).

In 'n aantal wiere kan K^+ in plaas van Na^+ tot hoë vlakke opgehoop word - totale vervanging is egter hoogs uitsonderlik in die geval van hoër halofiete. Die hoeveelheid K^+ geakkumuleer in Allenrolfea en Suaeda divaricata kan die hoeveelheid Na^+ oorskry. Volgens Flowers (1975) kan so 'n situasie 'n lae natriuminhoud in die groeimedium reflekteer.

Volgens Becker *et al.* (1986) is 'n moontlike soutreguleringsmeganisme by T.bulbosa aanwesig waar Na tot 'n sekere vlak in die wortels opgehoop word waarna dit na die loofdele vervoer word.

Verskeie swaarmetale word deur plante as spoorelemente benodig (Epstein, 1972). Beskikbaarheid van die elemente varieer egter met heersende grondtoestande. Toksiese konsentrasies koper en sink kan voorkom waar suur toestande oorheers (Woolhouse, 1983).

Fisiologiese steurings van rys is toegeskryf aan ystertoksiteit onder oorstroomde toestande (Ponnamperuma, 1955), en dieselfde toestande kan oorsprong gee aan toksiese Mn^{2+} - en aluminiumvlakke, afhangende van die minerale samestelling van die grond (Foy *et al.*, 1978; Woolhouse, 1983). Soos reeds genoem, is hoër voedingstofvlakke en konsentrasies swaarmetale van die getyrrivier deur baggering van die Bergriviermonding veroorsaak (Van Wyk, 1983).

Plante kan hoë konsentrasies nie-essensiële elemente - sommige toksies (bv. aluminium) - akkumuleer (Mengel & Kirkby, 1987), en 'n verskeidenheid toleransiemeganismes teenoor toksiese konsentrasies swaarmetale is bekend (Woolhouse, 1983).

Toleransie van plante teenoor ystertoksiteit word deur baie faktore beïnvloed, naamlik ouderdom, voedingstatus en genotipe. Die vermoë om oormaat yster uit te sluit is laer in plante wat tekorte het aan Ca, Mg, P, Mn en veral K (Foy *et al.*, 1978).

3.2 Materiaal en metodes.

Plantmateriaal is versamel by ooreenstemmende lokaliteite waar grondmonsters geneem is (Vgl. Hoofstuk 2, par.2.1.2). Iooninhoud van plante van die ses lokaliteite per perseel is as 'n verteenwoordigende waarde van die natuurlike iooninhoud beskou.

Plantmateriaal is uit die oorspronklike groeimedium verwyder en deeglik met gedistilleerde water afgespoel. Blare is van wortels en risome geskei en vir 48h by 80°C gedroog waarna dit met 'n Wiley-meule (sifgrootte 20 maas) fyngemaal is. Ses plante is saamgevoeg om 'n verteenwoordigende waarde van iooninhoud per lokaliteit te verkry.

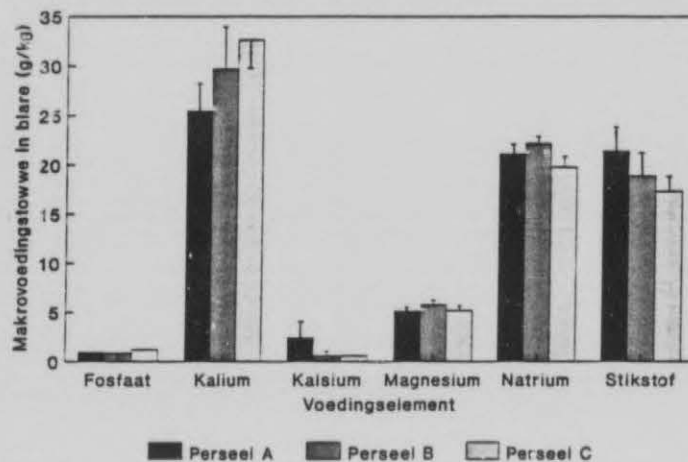
Die volgende analiseprosedure is gevolg: Twee g plantmateriaal is vir 4h by 400°C veras. Na afkoeling is 5 cm³ 5M HNO₃ bygevoeg en afgedamp op 'n warmplaat in 'n dampkas. Materiaal is vir 'n verdere 2h veras by 400°C, afgekoel en 5 cm³ 5M HCl bygevoeg. Volledig opgeloste materiaal is tot 50 cm³ met gedistilleerde water opgemaak, waarna die iooninhoud met behulp van 'n Direkte-stroom plasma-emmissie spektrograaf bepaal is.

Stikstofbepalings van droë gemaalde materiaal is met behulp van 'n LECOR FP-228 Determinator, Model no.601-700, gedoen. Analise is volgens standaardvoorskrifte in die handleiding uitgevoer.

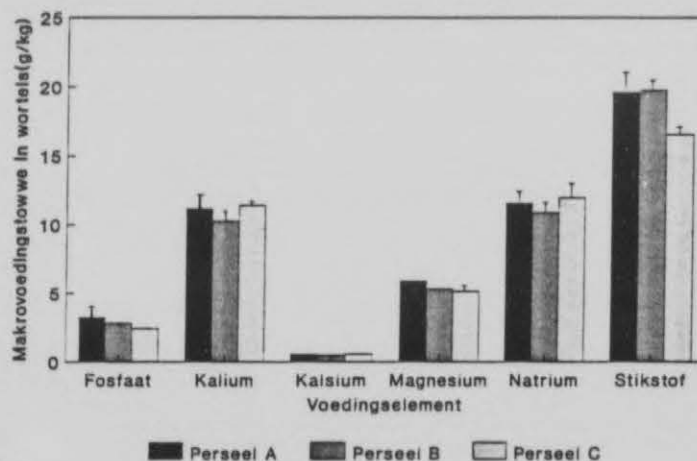
Geen bepalinge betreffende die ysterinhoud van die grond is gedoen nie. Gevolgtrekkings berus op waarnemings betreffende die kleur van plantwortels, iooninhoud van plante en die kalium- en kalsiuminhoud van die grond.

3.3 Resultate en bespreking.

Die makrovoedingstofinhoud van die blare en dié van wortels plus risome is in Fig. 3.1 en Fig. 3.2 onderskeidelik aangetoon. Verskille ten opsigte van iooninhoud van plante van verskillende persele is slegs in die blare gevind.



Figuur 3.1 Makrovoedingstowwe (\pm standaardfout) teenwoordig in blare van *T.bulbosa* L.-plante afkomstig vanaf die Bergriviermonding. (Analises is gedoen op droëmassabasis).



Figuur 3.2 Makrovoedingstowwe (\pm standaardfout) teenwoordig in wortels en risome van *T.bulbosa* L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding. (Analises is gedoen op droëmassa-basis).

Hoër K^+ is in blare van perseel C en hoër Mg^{2+} in dié van perseel B gevind. Lg. is goed gekorreleer met hoër Mg^{2+} -waardes wat in die grond van perseel B gevind is (Vgl. Hoofstuk 2, Fig. 2.2).

Hoër K^+ is in blare van perseel C en hoër Mg^{2+} in dié van perseel B gevind. Lg. is goed gekorreleer met hoër Mg^{2+} -waardes wat in die grond van perseel B gevind is (Vgl. Hoofstuk 2, Fig. 2.2).

Looninhoud van blare en wortels kan soos volg saamgevat word: in blare is $K \geq Na \approx N > Mg > P \geq Ca$ en in wortels is $N > Na \approx K > Mg > P > Ca$. Die hoogste konsentrasies natrium en kalium is in die blare gevind terwyl fosfate meer prominent in die wortels voorgekom het. Die stikstof-, magnesium- en kalsiuminhoud van blare en wortels het nie betekenisvol verskil nie.

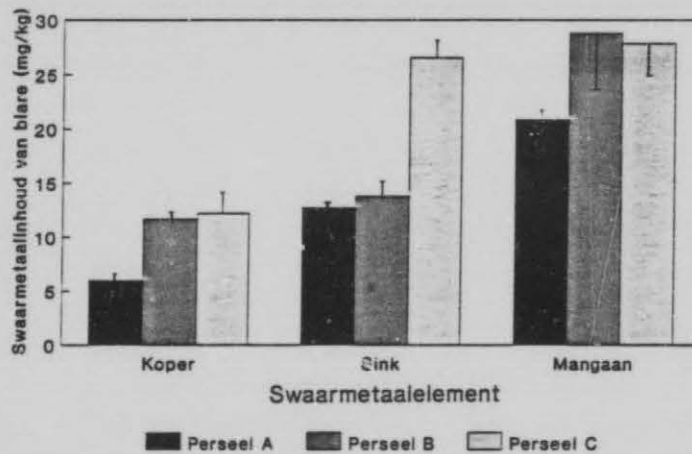
Konsentrasies kalium en magnesium hoër as 'n vlak wat normaal beskou word, was in die plante teenwoordig (Epstein, 1972). Die groter opname van kalium as natrium uit die omringende medium kan moontlik op 'n baie selektiewe kaliumopnamemeganisme dui aangesien $K^+ : Na^+$ -verhoudings in blare 1:0.7 (Fig. 3.1) en in wortels 1:1.1 (Fig. 3.2) bedrae het, teenoor 1:48 in die groeimedium (Fig. 2.2 & 2.3).

Fosfaat was in voldoende hoeveelhede in die wortels aanwesig, terwyl effens laer vlakke in die blare waargeneem is. In verhouding tot ander makrovoedingselemente is baie laer konsentrasies kalsium in die plante gevind, wat moontlik aan die invloed van hoë aluminiumkonsentrasies toe te skryf is.

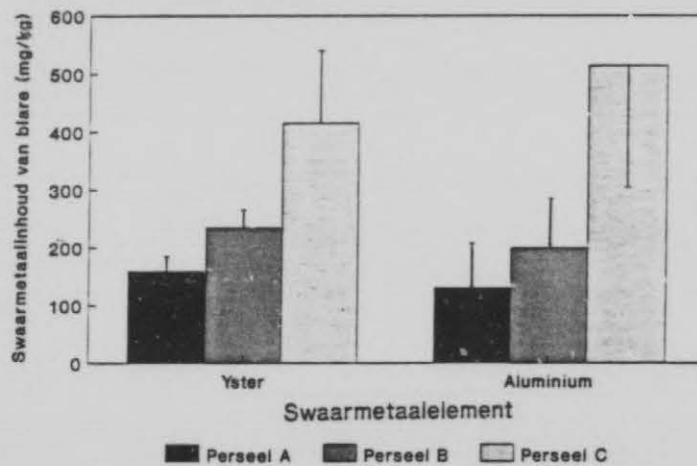
Die swaarmetaalinhoud van blare en wortels is in Fig. 3.3 en 3.4 onderskeidelik aangetoon. Hoër konsentrasies swaarmetale was in die wortels as in die blare teenwoordig.

Yster en aluminium het in toksiese konsentrasies in die wortels voorgekom. Laer konsentrasies is in die blare waargeneem, maar verhoudingsgewys was dit steeds baie meer as die ander swaarmetale. Koper en mangaan was nie in oormatige hoeveelhede in blare of wortels teenwoordig nie. Sinkkonsentrasies effens hoër as wat normaalweg in plante gevind word, het voorgekom (Epstein, 1972).

a)

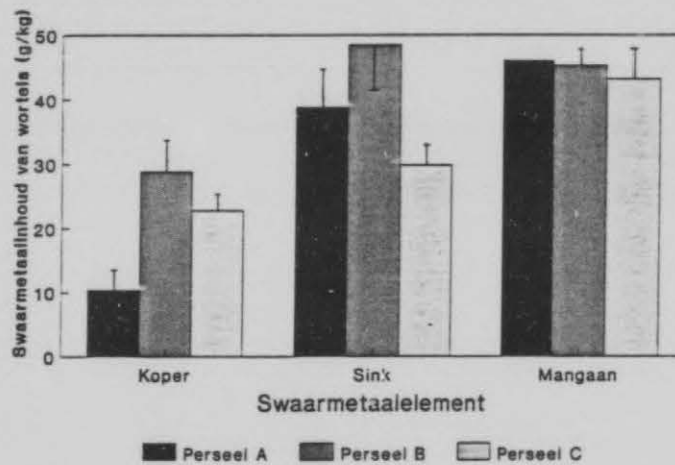


b)

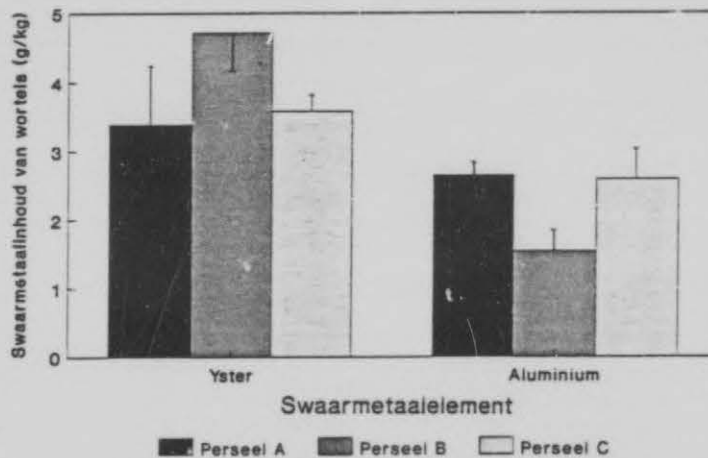


Figuur 3.3 Swaarmetaalinhoud (\pm standaardfout) in blare van *T.bulbosa* L.- plante afkomstig van die Bergrivier-monding: a) Koper, sink en mangaan. b) Yster en aluminium. (Analises is gedoen op droëmassa-basis).

a)



b)



Figuur 3.4 Swaarmetaalinhoud (\pm standaardfout) in wortels en risome van *T. bulbosa* L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding: a) Koper, sink en mangaan. b) Yster en aluminium. (Analises is gedoen op droëmassabasis).

Konsentrasies swaarmetale in die wortels en blare het in die volgende volgorde afgeneem : Fe = Al > Mn \geq Zn > Cu. Hoër koperkonsentrasies is in die blare en wortels van plante van perseel A gevind, terwyl laer sinkkonsentrasies in die blare afkomstig van perseel C voorgekom het. Aluminium was meer prominent in wortels van perseel A en C as van B.

Die toleransie van die plant teenoor hoë aluminium-konsentrasies is moontlik toe te skryf aan 'n toleransiemeganisme wat ook deur azaleas (volgens

Lunt & Kufrnek, 1970 - soos aangehaal deur Woolhouse, 1983); rys (Howeler & Cadavid, 1976); rog (Mugwira, Elgewhary & Patel, 1976) en lusernklone (Foy, Chaney & White, 1978) toegepas word. Oortollige aluminium word hoofsaaklik tot die wortels beperk, en laer vlakke kom in die loof voor.

Hoë konsentrasies van sowel natrium en magnesium in die groeimedium as natrium, magnesium en kalium in die plante mag bydra om die toksiese invloed van die aluminium te versag. Groter aluminiumtoleransie in Ierse aartappels is geassosieer met die vermoë van die plante om K^+ en Mg^{2+} te absorbeer (Lee, 1971). Aluminiumtoksisiteit in koring is volgens Ali (1973) heeltemal oorkom deur konsentrasies Ca, Mg, K of Na in die medium - individueel of gesamentlik - te verhoog (aangehaal deur Foy *et al.*, 1978).

Die lae kalsiuminhoud van die plantmateriaal weerspieël moontlik die invloed van aluminiumtoksisiteit op kalsiumopname en -vervoer in die plant. Aluminiumtoleransie van verskeie kultivars van koring, gars en sojabone is geassosieer met die vermoë om aluminium-geïnduseerde kalsiumtekorte of verminderde kalsiumvervoer te weerstaan (Foy, Fleming & Gerloff, 1972). Aluminiumgeïnduseerde afname van kalsiumopname is volgens Horton & Kirkpatrick (1976) ook by perske-, en volgens Kotze, Shear & Faust (1976) by appelbome waargeneem (soos aangehaal deur Foy *et al.*, 1978).

Hoë konsentrasies yster is in die plante (Fig. 3.3 & 3.4) gevind. Volgens Mengel & Kirkby (1987) word plante wat onderhewig is aan Fe^{2+} -toksisiteit gekenmerk deur hoë ysterinhoude (290 - 1000 $lg \cdot g^{-1}$ droë massa), sowel as hoë mangaaninhoude (1000 $lg \cdot g^{-1}$ droë massa).

Ystertoleransie van *T.bulbosa* is moontlik nou gekoppel aan die aanpassing van die plant aan oorstromde toestande. Volgens Foy *et al.* (1978) is plante wat goed aangepas is by waterdeurdrenkte toestande normaalweg ook tolerant teenoor ystertoksisiteit. Die anatomie van die plant speel hier moontlik 'n belangrike rol in voorsiening van suurstof aan die wortels (Hoofstuk 4). *T.bulbosa* weerstaan moontlik toksiese ysterkonsentrasies deur oksidasie van Fe^{2+} by die worteloppervlak (Bartlett, 1961),

presipitasie van FeS op worteloppervlaktes (Ponnamperuma, 1972) en beperkte vervoer van Fe^{2+} van die wortels na die loot (Tadano, 1975 - soos aangehaal deur Crawford, 1982).

'n Rooibruin kleur van die wortels as gevolg van oksidasie van Fe^{2+} (Bartlett, 1961), sowel as 'n swart neerslag op die worteloppervlak (moontlik FeS) (Ponnamperuma, 1972), het die teenwoordigheid van oormaat yster bevestig.

Gronde waarop hierdie tipe ystertoksisiteit voorkom het dikwels 'n lae uitruikapasiteit en die kalium- en kalsiuminhoud is laag (Mengei & Kirkby, 1987), wat goed in ooreenstemming is met die lae konsentrasies wat in die grond gevind is (Fig. 2.2). Dit versterk die vermoede dat toksiese konsentrasies yster tydens reduserende toestande in die grond oorheers.

Behandeling met NaCl het ysterinhoud van ryswortels verhoog. Dit is volgens Tadano (1975 - soos aangehaal deur Crawford, 1982) toegeskryf aan 'n afname in ysterretensievermoë (afname in oksidasievermoëns) van wortels en nie aan uitsluiting van yster nie. Die hoë konsentrasies NaCl wat in die grond voorkom, kan dus moontlik 'n verklaring bied vir die hoë konsentrasies yster wat in blare van T.bulbosa aangetoon is.

HOOFSTUK 4

ANATOMIESE STUDIE.

4.1. Inleiding.

Triglochin bulbosa L. kom algemeen voor in waterdeurdrenkte gronde en toon ook 'n behoefte aan oervloeding (Van Wyk, 1983). Aangesien Siegler (1977) en Siegler (1980 - soos aangehaal deur Conn, 1981) reeds aangetoon het dat T.bulbosa wel sianogeniese glikosiede bevat, is dit in teenstelling met Waisel (1972) se bevinding dat plante wat sianogeniese glikosiede bevat, weens die gevaar wat reduserende toestande inhou, feitlik nooit in waterdeurdrenkte gronde voorkom nie.

Volgens Etherington (1983) oorkom plante wat op die waterdeurdrenkte gronde voorkom, die ongunstige toestande onder andere deur interne vervoer van suurstof vanaf die blare na die wortels vir wortelrespirasie en oksidasie van chemies gereduseerde toksiene.

Volgens Strogonov in Waisel (1972) is morfologiese en anatomiese veranderinge soos 'n toename in sukkulensie 'n tipiese reaksie van halofiete op saliniteit. Dit is dus te verwagte dat die plante wat in soutnatriumgronde (vergelyk hoofstuk 2) voorkom, wel sekere aanpassings sal toon. 'n Anatomiese studie is dus gedoen om vas te stel of diesulke aanpassings by T.bulbosa aanwesig is.

4.2. Materiaal en metodes.

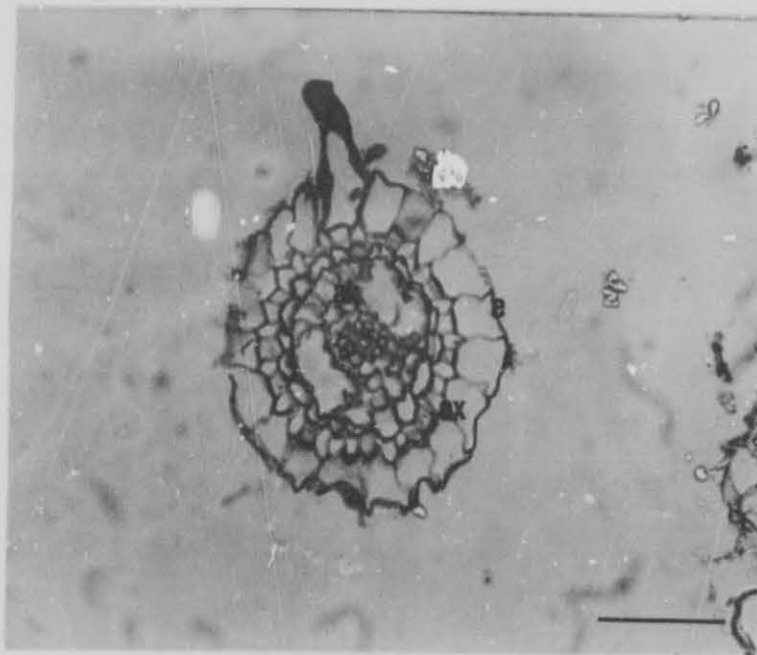
Blare van plante afkomstig uit 'n soutmoeras is anatomies met plante wat in goed deurlugte leemgrond met 'n laer soutkonsentrasie groei, vergelyk. Plante vanuit die goed deurlugte leemgrond het morfologies verskil ten opsigte van ondergrondse dele van die plante afkomstig van die soutmoeras. 'n Knol in plaas van risome het by plante van hierdie habitat voorgekom. Slegs wortels en risome van die plante wat in die soutmoeras groei is ondersoek.

Plantmateriaal is goed afgespoel met gedistilleerde water, gefikseer in FAA, gedehidreer in 'n alkoholreeks en met was geïnfiltreer. Dwarssnee van $\pm 10 \mu\text{m}$ is met 'n rotasiemikrotoom verkry, en daarna volgens die Alsiën-groen safranien metode gekleur (Joel, 1983).

4.3. Resultate en bespreking.

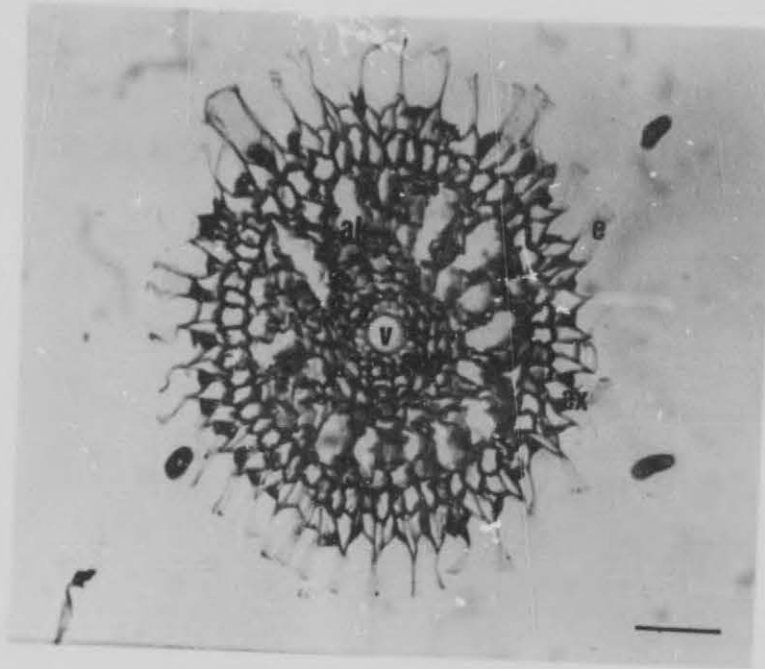
Wortels:

Die jonger wortels word omring deur groot dunwandige epidermisselle (Fig. 4.1) terwyl die ouer wortels slegs die oorblyfsels van 'n gedegeneerde epidermis toon (Fig. 4.2). Groot dunwandige epidermisselle sonder wortelhare, is volgens Fahn (1982) 'n algemene verskynsel by plante wat in waterryke omgewings voorkom, terwyl dieselfde spesie in droër omgewings wel wortelhare kan ontwikkel. Die beskermingsfunksie van die epidermis word moontlik oorgeneem deur 'n gelignifiseerde eksodermis (Fig. 4.2; Esau, 1977).

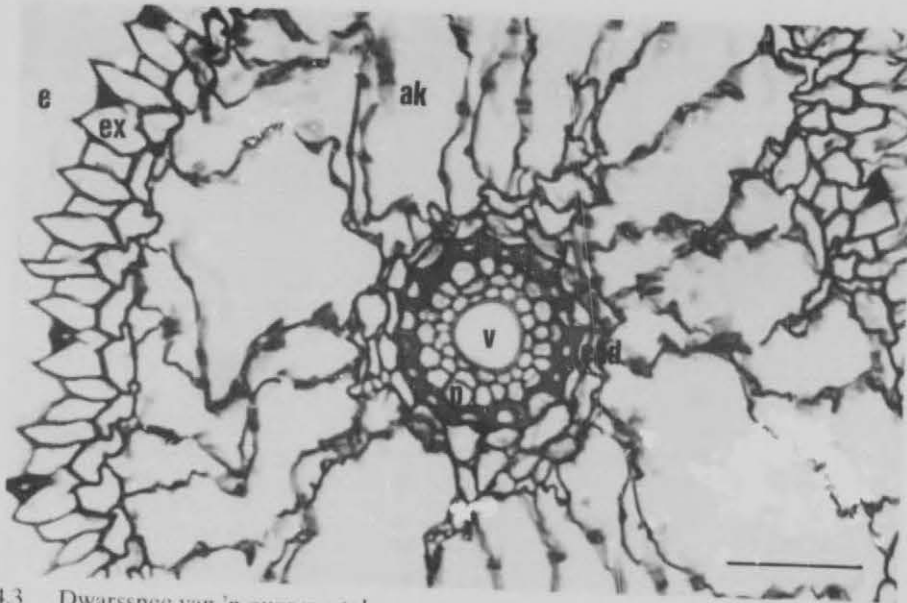


Figuur 4.1 Dwarssnee van 'n baie jong wortel.

Sleutel: e = epidermis, ex = eksodermis, ak = aerenchimatiese korteks. Balk = $50 \mu\text{m}$.



Figuur 4.2 Dwarssnee van 'n ouer wortel.



Figuur 4.3 Dwarssnee van 'n ouer wortel.

Sleutel: e = epidermis, ex = eksodermis, ak = aerenchimatiese korteks, end = endodermis, p = perisikel, v = vaatweefsel. Balk = 50 μm .

Die korteks is aerenchimaties en verklaar hoe die plant moontlik oorfloede toestande en die daarmee gepaardgaande ystertoksiseit tolereer (Esau, 1977; Mengel & Kirkby, 1987). Deurlugting van wortels vanaf die blare oksideer ionie wat in toksiese hoeveelhede in die wortelarea voorkom (Fahn, 1982; Mengel & Kirkby, 1987). Die uitgebreide wortelstelsel van *T.bulbosa* help om plante in modder te anker, en volgens Williams & Barber (1961 - soos aangehaal deur Waisel, 1972) verskaf die groot hoeveelheid

aerenchimatiese weefsel 'n doeltreffende sisteem om die worteloppervlak te vergroot sonder om die hoeveelheid respiratoriese weefsel te verhoog.

Anatomiese verskille tussen wortels van plante in saline areas en glikofiete is hoofsaaklik ten opsigte van die wydte van bande van Caspary op radiale wande van die endodermis, die aantal sellae in die korteks en die relatiewe oppervlakarea van die houtvate soos gesien in 'n dwarsnee van die wortel (Poljakoff-Mayber, 1975). By T.bulbosa is die bande van Caspary baie duidelik onderskeibaar in die endodermis van jonger wortels. In Fig.4.3 is die selwande van die endodermis reeds aansienlik verdik. Die korteks in hierdie geval is in verhouding nie kleiner as wat normaalweg by monokotiele gevind word nie.

Die vaatweefsel (Fig. 4.3) word omring deur 'n eenlagige perisikel en bestaan uit xileem waarvan die sentrale gedeelte 'n groot metaxileemhoutvat bevat. Bywortels van Triglochin is triarg (Fig. 4.3) in teenstelling met die kenmerkende poliarige bywortels van monokotiele (Fahn, 1982), maar volgens Anderson (1974) is die kleiner stele met minder protoxileemgroepe in ooreenstemming met ander spesies wat in soutmoerasse groei.

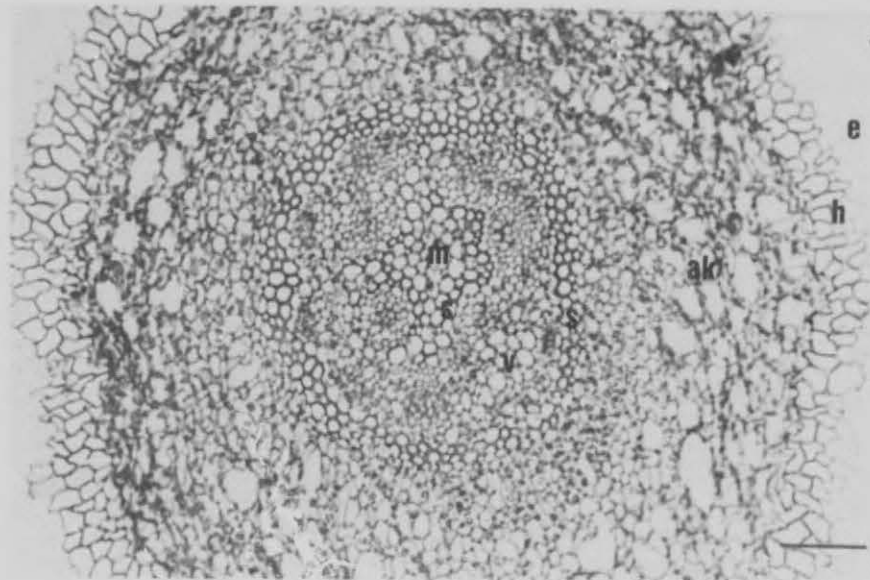
Risoom:

Volgens Waisel (1972) beweer Dawson (1966) dat Angiospermae wat in iluktuerende oorstromde gebiede voorkom kruipende risome besit, wat met behulp van bywortels wat uit die knope groei, die plante anker. Dit is dan ook die geval by Triglochin waar 'n kruipende risoom aanwesig is.

Die epidermis van die risoom, soos in die geval van die wortel, is gedegenerer en die beskermingsfunksie word moontlik oorgeneem deur 'n meerlagige hipodermis (Fig. 4.4).

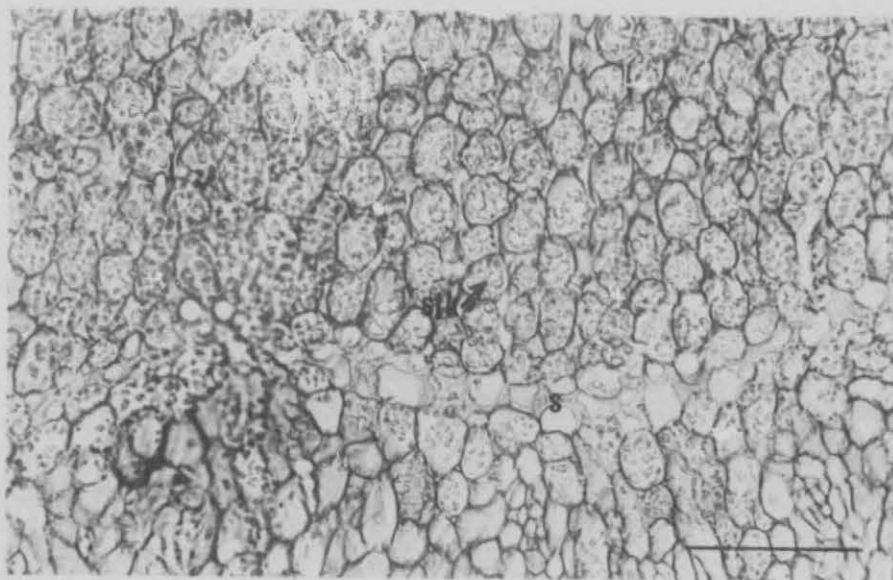
Die buitenste kortekslae is aerenchimaties, terwyl die intersellulêre ruimtes kleiner word in die omgewing van die sentraal geleë vaatweefsel. Die dieperliggende kortekslae bestaan slegs uit groot parenchimatiese selle met klein intersellulêre ruimtes. Hierdie selle bevat baie stysel en kristalle (Fig 4.4 & 4.5) wat in ooreenstemming is met Fahn (1982) se bewering dat die korteks van die stingel en die mesofil van blare van sommige angiosperm-spesies wat by die see voorkom as stoorweefsel vir stysel en lipiede dien.

Die hoeveelheid vaatweefsel is meer as in die wortel en die vaatlundels is verspreid en oneweredig gerangskik in die sentrale gedeelte van die stingel. 'n Klein murg is van die vaatweefsel geskei deur 'n sklerenchimatisiese skede (Fig. 4.4).



Figuur 4.4 Dwarssnee van die risoom.

Sleutel: e = epidermis, h = hipodermis, ak = aerenchyma, k = dorsale korteks, s = sklerenchimieskede, v = vaatweefsel, m = murg. Balk = 100 μ m.



Figuur 4.5 Dwarssnee van die korteks van die risoom.

Sleutel: k = korteks, s = sklerenchimieskede, stk = stysel en kristalle. Balk = 100 μ m.

Blare:

In die epidermis van die blare van plante wat in goed deurlugte nie-saline habitat groei, kom blaasvormige selle saam met gewone epidermisselle voor (Fig. 4.8). Die epidermis is bedek deur 'n dun kutikula. Die hipodermis word op sommige plekke onderbreek deur 'n substomatale kamer.

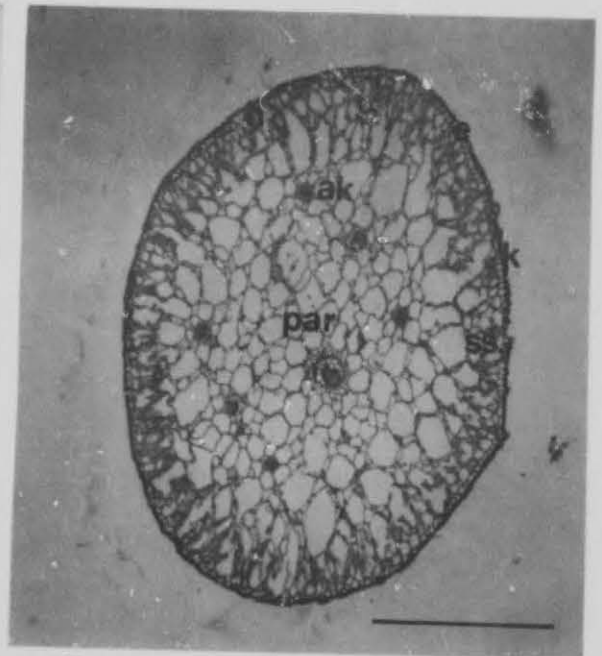
Die mesofil bestaan uit palissade-agtige weefsel en groot dunwandige parenchimatiese selle met intersellulêre ruimtes (Fig. 4.8). Hierdie intersellulêre ruimtes is nie uitermate groot nie. 'n Sklerenchiemskede omring afsonderlike vaatbundels wat 'n oorgangsvorm na die amfivasale tipe vaatbundel is (Esau, 1977; Fig. 4.9).

Blare van plante afkomstig van reduserende en saline toestande besit geen blaasvormige selle in die epidermis nie, en 'n hipodermis is afwesig. Pallisade-agtige weefsel kom wel voor en is direk onder die epidermis geleë (Fig. 4.7).

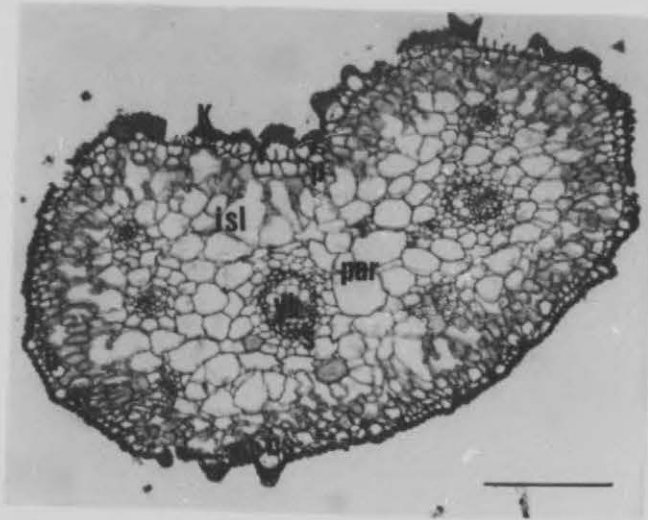


Figuur 4.6 Dwarssnee van die blaar van goed deurlugte nie-saline habitat.

Sleutel: e = epidermis, k = kutikula, h = hipodermis, ak = aerenchimatiese weefsel, p = palissadeagtige weefsel, par = parenchiem, isl = intersellulêre ruimte, vb = vaatbundel. Balk = 500µm.



Figuur 4.7 Dwarssnee van die blaar van oorstroomde saline habitat.



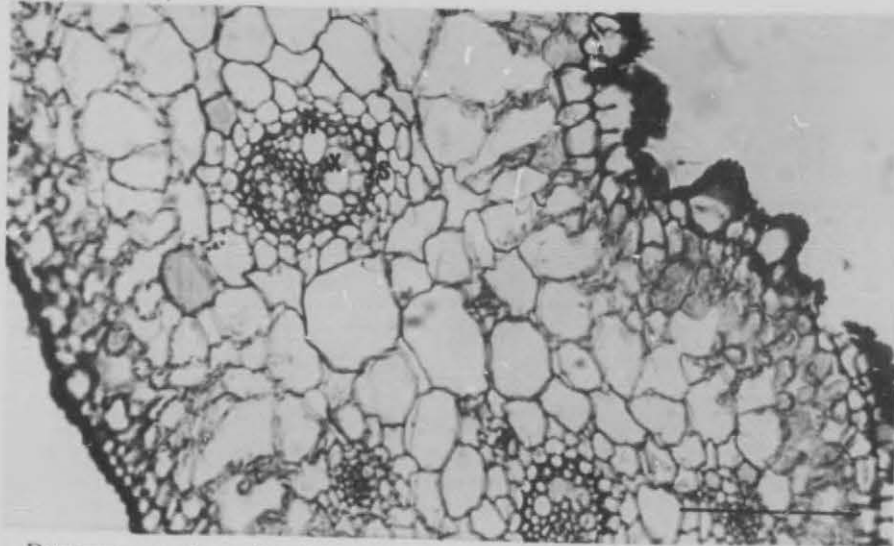
Figuur 4.8

Dwarssnee van die blaar van goed deurlugte, nie-saline habitat.

Sleutel:

e = epidermis, bs = blaasvormige selle, k = kutikula, h = hipodermis, p = palissadeagtige weefsel, par = parenchium, isl = intersellulêre ruimte, s = sklerenchiemskede, vb = vaatbundel.

Balk = 100 μ m.



Figuur 4.9

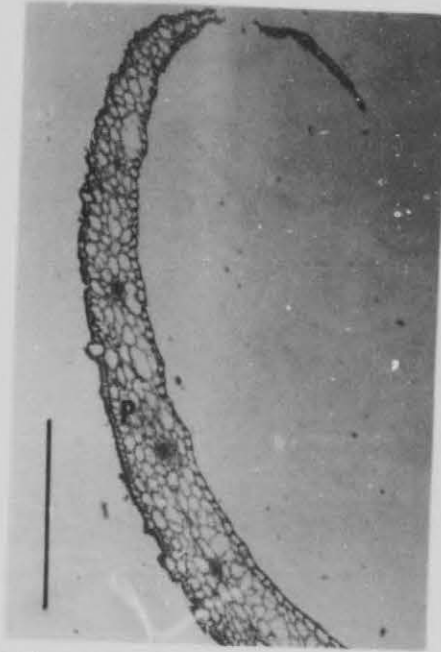
Dwarssnee van 'n vaatbundel in die blaar afkomstig van goed deurlugte, nie-saline habitat.

Sleutel:

s = sklerenchiemskede, x = xileem, f = floeem, h = houtvat. Balk = 50 μ m.

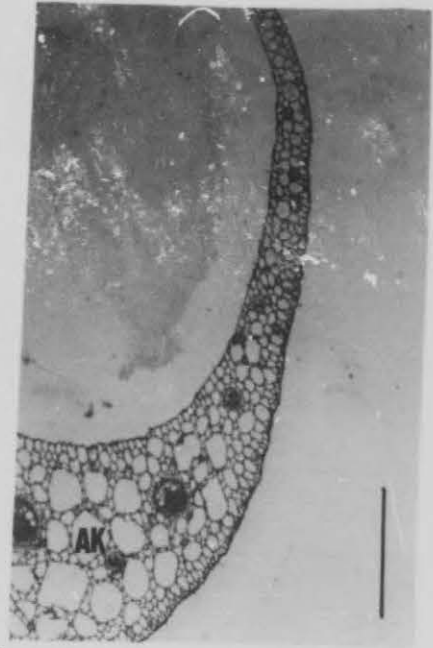
Die blare is meer vlesig as dié afkomstig vanaf 'n goed deurlugte, nie-saline habitat (Fig. 4.6 & 4.7). Dit kan toegeskryf word aan die aanwesigheid van groot dunwandige parenchiemselle in die sentrale gedeelte van die blaar, sowel as die aerenchimatiese weefsel wat dit omring. Dit is in ooreenstemming met Boyce (1954 - soos aangehaal deur Fahn, 1982) se bevinding dat hipertrofie van grondweefsel in kusplante algemeen voorkom.

Die blaarskeds van die twee verskillende ekotipes verskil deurdat die plante van die saline habitat aerenchimatiese weefsel besit, terwyl die plante van goed deurlugte nie-saline gronde slegs parenchimatiese weefsel (Fig. 4.10 en 4.11) besit.



Figuur 4.10 Blaarskede van blare uit goed deurlugte, nie-saline habitat.

Sleutel: ak = aerenchiem, p = parenchiem. Balk = 500 μm .



Figuur 4.11 Blaarskede van blare uit oorstromde saline habitat.

Volgens Waisel (1972) beweer Williams & Barber (1961) dat plante wat aan oorstromde toestande blootgestel word aerenchimatiese weefsel ontwikkel. Dit is dus duidelik dat hierdie aanpassing van *T.bulbosa* grootliks tot sy sukses in die soutmoeras moes bygedra het deurdat die toleransie van reduserende toestande en toksiese ioonkonsentrasies (Hoofstuk 3) moontlik gemaak is deur die ontwikkeling van aerenchimatiese weefsel.

'n Verklaring is ook hierdeur gebied vir die feit dat die plant wat sianogeniese glikosiede bevat op waterdeurdrenkte gronde kan oorleef.

Wat die anatomie van T.bulbosa betref, speel aanpassing van die plant aan die oorstroomde toestande skynbaar 'n groter rol as die aanpassing tot souttoestande. Volgens Waisel (1972) word dit ook by ander plante aangetref. Die sukkulensie wat in die loof voorkom kan wel toegeskryf word aan die groot hoeveelhede natrium wat in die blare gevind is. Volgens Van Eijk (1939) is natrium meer bevordelik vir sukkulensie as magnesium of kalsium, terwyl Weissenbock (1969) aanvoer dat kalium nie 'n betekenisvolle rol in die ontwikkeling daarvan speel nie (soos aangehaal deur Waisel, 1972).

HOOFSTUK 5

GROEI VAN PLANTE IN EKWI-OSMOTIESE OPLOSSINGS.

5.1. Inleiding.

Grondsaliniteit in intergetysones varieer baie as gevolg van verskille in frekwensie van oorstrooming deur verandering van gety, evapotranspirasie, watersaliniteit en reënval. Variasies in saliniteit het 'n belangrike invloed op plant-waterverhoudings (Flowers *et al.*, 1977; Dainty (1977) en Jefferies (1980) soos aangehaal deur Naidoo, 1986; Ustin *et al.*, 1982; Naidoo, 1983; Naidoo, 1986) en op osmoregulering (Stewart *et al.*, 1979; Jefferies, 1980 soos aangehaal deur Naidoo, 1986; Cavalieri & Huang, 1981; Abdul-Kadir & Paulsen, 1982).

Osmotiese aanpassing is essensieel vir oorlewing van plante in gronde met hoë saliniteit (Yeo, 1983) en onvoldoende aanpassing kan 'n afname in groeitempo veroorsaak (Epstein, 1972; Yeo, 1983). Soutbeskadiging aan plante is hoofsaaklik toe te skryf aan versteurde waterbalans in die plant of aan spesifieke iooneffekte (Bernstein & Haywood, 1958). In die geval van laasgenoemde is dit toe te skryf aan ontwinging van normale metabolisme deur Na en/of Cl (Flowers *et al.*, 1986).

Volgens Naidoo (1986) is min ondersoek gedoen oor die invloed van saliniteit en lae osmotiese potensiale op plantwaterverhoudings en akkumulasie van anorganiese opgeloste stowwe. Uiteenlopende resultate is deur verskeie navorsers oor die effek van NaCl op verskillende plantspesies gekry. Die osmotiese effek van NaCl was oorheersend in die geval van *Triglochin maritima* (Parham, 1970 - soos aangehaal deur Ranwell, 1972) en *Didelta*, *Helianthus* en *Phaseolus* (Raitt, 1988), terwyl 'n kombinasie van osmotiese en ioonspesifieke effekte volgens Rozema (1979 - soos aangehaal deur Naidoo, 1986) by lede van die Juncaceae en Graminae, sekere soutmoerasplante (Cavalieri & Huang, 1979) en verskeie halofiete (Jefferies *et al.*, 1979) waargeneem is. Volgens Termaat en Munns (1986) is die spesifieke iooneffek wel van belang by gars, koring, Egiptiese - en wit klaver.

Sowel anorganiese as organiese opgeloste stowwe speel 'n groot rol in osmoregulering van die plant. Volgens Zimmerman (1978) kom die anorganiese opgeloste stowwe en veral K^+ , Na^+ en Cl^- hoofsaaklik in die vakuole voor, terwyl organiese molekules (verenigbaar met die sitoplasma) soos gliserol, glisien-betaine, aminosure, sukrose (Flowers *et al.* 1977), sorbitol, mannitol en pinnitol (Greenway & Munns, 1980; Mengel & Kirkby, 1987) in die sitoplasma tot die osmotiese potensiaal bydra.

Groot verskille in souttoleransie kom tussen plantspesies (Greenway & Munns, 1980) voor. Halofiete kan hoë elektrolietkonsentrasies in die voedingsmedium oorleef deur hul vermoë om groot hoeveelhede ione op te neem en in vakuole op te hoop waar dit bydra tot verlaging van die osmotiese potensiaal (Mengel & Kirkby, 1987). In halofiete is organiese opgeloste stowwe ook essensiële osmotika wat die lae osmotiese potensiaal van die vakuool en dié van die sitoplasma moet balanseer (Flowers *et al.* 1977).

Om vas te stel of die invloed van NaCl op *Triglochin bulbosa* L. primêr ionspesifiek is, en of osmotiese effekte eerder deurslaggewend is vir die aanpassing van die plant, is plante in ekwi-osmotiese oplossings van onaktiewe organiese mediums en hoogs gekonsentreerde voedings-oplossings laat groei. Die organiese mediums het die "verenigbare" organiese opgeloste stowwe wat tipies in plante in reaksie op verskeie tipes spanning voorkom (onder andere saliniteit), ingesluit (Flowers *et al.*, 1986). Tipiese organiese mediums is byvoorbeeld mannitol, sorbitol en poli-etileenglikol(PEG)-bereidings van verskeie molekulêre massas. Toevoeging van NaCl en PEG het volgens Yeo & Flowers (1984 - soos aangehaal deur Raitt, 1988) die toksisiteit van NaCl teenoor rys dramaties verlaag.

Volgens Slavic (1974) kan sommige van die stowwe bv. mannitol en kleiner PEG-molekules deur die plant opgeneem word. Vaatweefsel kan egter daardeur blokkeer word, en probleme in waterverhoudings veroorsaak. Teenstrydige gegewens betreffende die effek van PEG op die groei van plante is waargeneem. Volgens Janes (1966) & Leshem (1966) het PEG 'n toksiese invloed op plante. Die toksisiteit van PEG 6000 is deur Lagerwerff *et al.* (1961) aan die teenwoordigheid van swaarmetaalonsuiwerhede toegeskryf, en het suiwering daarvan voorgestel. Volgens Lawlor (1970) is die effek van PEG eerder toe te skryf aan dehidrering van plantmateriaal deur blokkering van waterbeweging. Metodes vir detoksifisering van PEG (wat toksiese kontaminasies bevat) is deur Flaut &

Federman (1985) beskryf. Kaufmann & Eckard (1971) en Naidoo (1986) het egter goeie resultate met PEG 6000 verkry. Volgens Kaufmann & Eckard (1971), Michel (1971) en Michel & Kaufmann (1973) is PEG 6000 meer geskik vir werk met plante as PEG van laer molekulêre massas (bv. PEG 400). Hierteenoor beweer Yeo & Flowers (1984) dat hoër molekulêre massa PEG met iontransport kan inmeng, en Mexal *et al.* (1975) dat diffusie van suurstof na die wortels deur eersgenoemde beperk word (soos aangehaal deur Raitt, 1988).

Deur makrovoedingsoplossings te gebruik word die meeste van bogenoemde probleme vermy (Termaat & Munns, 1986; Raitt, 1988). Osterhout (1986 - soos aangehaal deur Gale, 1975) sowel as Lagerwerff & Eagle (1961) het aangetoon dat toksisiteit van gemengde soutoplossings laer is as dié van ekwi-osmotiese oplossings van enkele soute. Volgens Chapman (1975) is balans van opgeloste stowwe belangriker as die werklike konsentrasies van die stowwe. Daar is baie bewyse dat plante hoër soutkonsentrasies tolereer as dit gebalanseerd is (Bernstein & Haywood, 1958; Heimann, 1966; Heimann & Ratner, 1966).

5.2. Materiaal en metodes.

'n Driefaktor ewekansige bloeksperiment, herhaal in twee blokke, is uitgevoer. Slegs *Triglochin bulbosa* L.-plante akkomstig vanaf die Bergriviermonding is in die ondersoek gebruik. Vier osmotika naamlik makrovoedingstofoplossings, NaCl, mannitol en PEG 1000 is gebruik om 'n reeks van vyf osmotiese potensiale per osmotikum daar te stel. Alle oplossings is gesuperponeer teen 'n agtergrond van 'n gewysigde Hoagland voedings-oplossing. Orthocide (swamdoder) is deurgaans bygevoeg.

Die volgende osmotiese potensiale is gebruik in ekwi-osmotiese voedingsoplossings:

Tabel 5.1 Osmotiese potensiale gebruik in ekwi-osmotiese oplossings.

*Osmotiese potensiale gebruik in ekwi-osmotiese oplossings					
Ekwivalente NaCl-konsentrasie (mol.m^{-3}):					
	1	25	50	75	100
Osmotiese potensiaal: (MPa)	-0.09	-0.20	-0.32	-0.44	-0.56

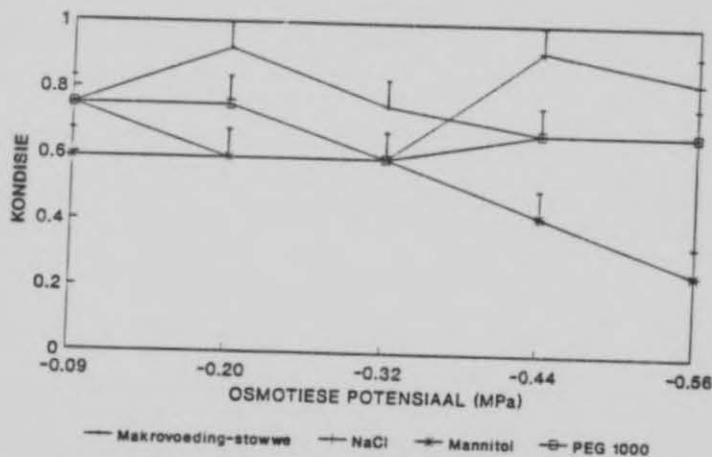
* Volgens Raitt (1988)

Intakte plante is uit die oorspronklike groeimedium verwyder en vir een week in waterkultuur in volsterkte Hoagland voedingsoplossing laat groei voordat dit aan ekwi-osmotiese oplossings blootgestel is. Oplossings is opgemaak en die konsentrasie is daaglik verhoog met inkremente van 25 mol.m^{-3} tot die finale konsentrasie bereik is. Osmotiese potensiaaltoename is met 'n osmometer gekontroleer.

Plantoorlewing en -kondisie is by gereelde intervalle gedurende die groeiperiode aangeteken. Na 33 dae vanaf die inkremente begin is, is plante geoes en vars sowel as droë massas is bepaal. Plante is vir 72 h by 80°C gedroog. Blaarreste is tydens verloop van die eksperiment verwyder om kontaminasie van oplossings te verhoed.

5.3. Resultate en bespreking.

Kondisie van plante na 33 dae van osmotiese spanning is in Fig. 5.1 aangetoon.



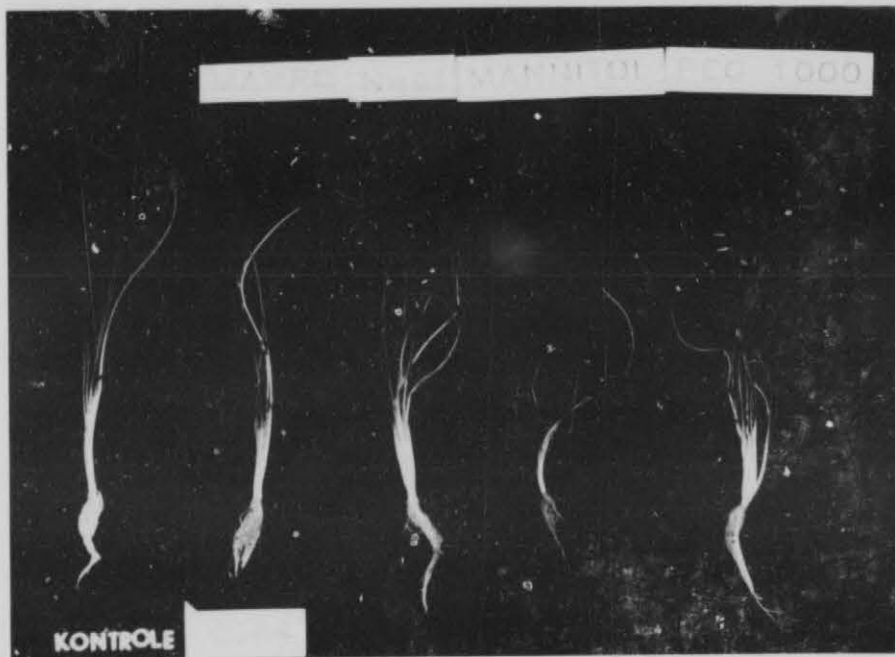
1.00 = gesond, 0.5 = chlorotiese/nekrotiese,
0 = dood.

Figuur 5.1 Kondisie van *T. bulbosa*-plante (afkomstig van die Bergriviermonding) na 33 dae osmotiese spanning in vier verskillende osmotika by vyf osmotiese potensiale. Standaardfout is aangedui.

Kondisie is soos volg bepaal: 1.0 = goeie kondisie; *0.5 = chlorotiese /nekrotiese blare teenwoordig; 0.0 = dood. (*Plante se kondisie was nie noodwendig swak nie omdat dit wil voorkom of die plante van oortollige soute ontslae raak deur dit in sekere blare te lokaliseer).

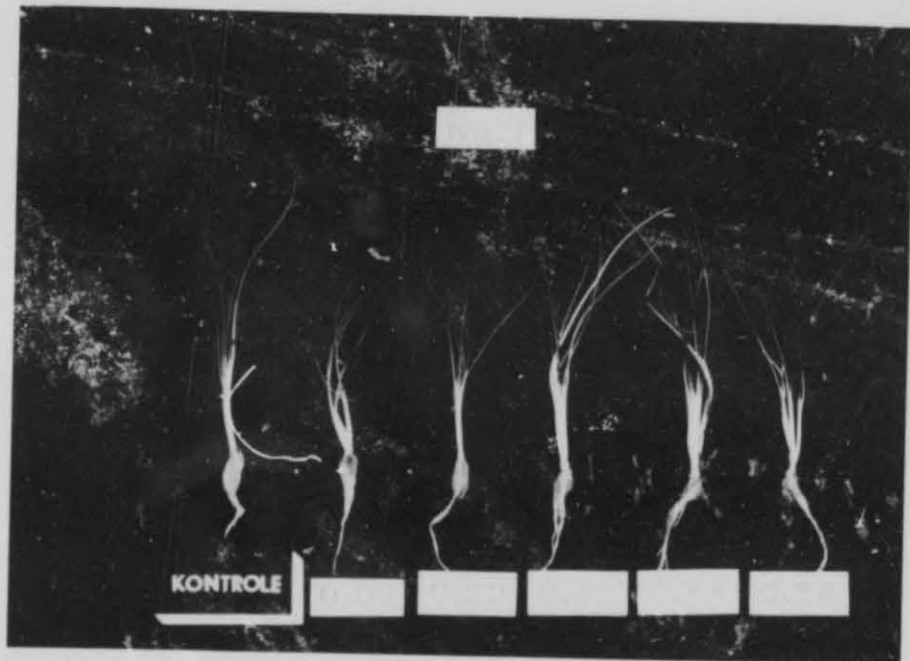
Kontaminasie van mannitoloplossings deur swamme ondanks byvoeging van swamdoder het baie swak groei van die plante in verhouding tot die ander osmotika tot gevolg gehad. By vlakke van -0.09 , -0.32 en -0.56 MPa het die plante in makrovoedingstof-, NaCl- en PEG-oplossings ewe goed gevaar.

By die hoër osmotiese potensiaal van -0.20 MPa het plante in makrovoedingstowwe en PEG beter gegroei, terwyl by die groter osmotiese spanning van -0.44 MPa die plante die beste in NaCl gevaar het (Fig. 5.2).



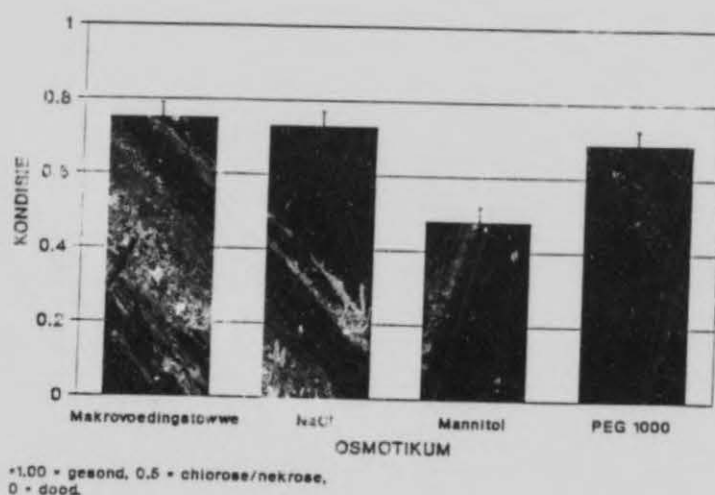
Figuur 5.2 Kondisie van *T.bulbosa*-plante (afkomstig van die Bergriviermonding) in vier verskillende osmotikums (makrovoedingstowwe, NaCl, mannitol, PEG 1000) na 33 dae osmotiese spanning by -0.44 MPa.

By plante in PEG het geen verskille in plantkondisie tussen verskillende osmotiese potensiale voorgekom nie. In makrovoedingstowwe het plante beter vertoon by -0.20 MPa en in NaCl is plante met die beste kondisie by -0.09 , -0.44 en -0.56 MPa gevind (Fig.5.3). Dit wil dus voorkom of die plante se kondisie beter was by laer osmotiese potensiale van NaCl-oplossings.

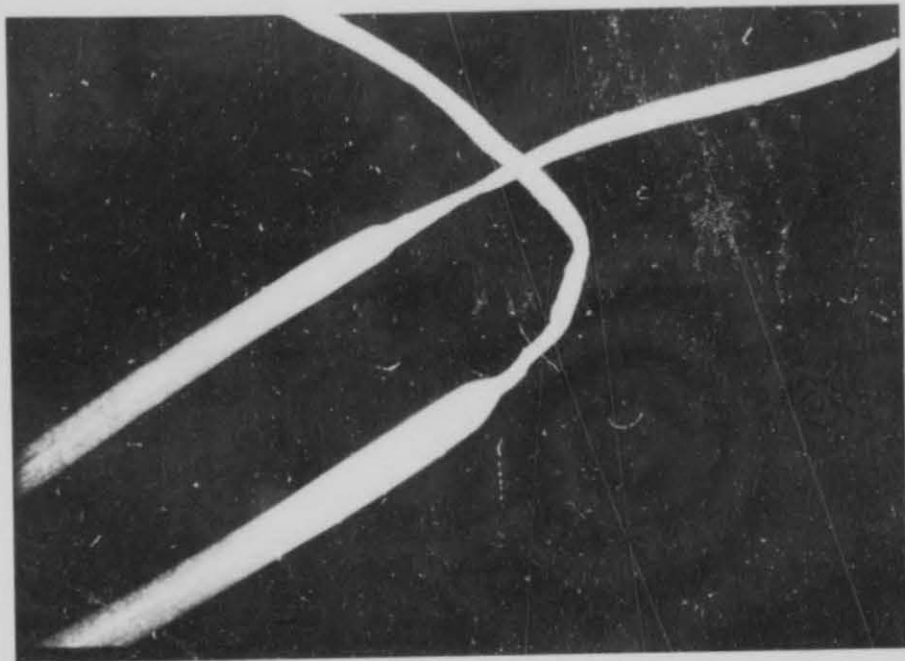


Figuur 5.3 Kondisie van *T.bulbosa*-plante (afkomstig van die Bergriviermond) na 33 dae van osmotiese spanning in NaCl-oplossings by vyf verskillende osmotiese potensiale.

Oor die algemeen gesien was makrovoedingstowwe, NaCl en PEG 1000 ewe suksesvol as osmotika (Fig. 5.4). Mannitol het baie probleme met kontaminasie veroorsaak, en in volgende ondersoeke sou gebruik van alternatiewe osmotika of metodes aanbeveel word. Verdroging van blare vanaf blaarpunte is by PEG-oplossings vanaf -0.32 MPa waargeneem (Fig. 5.5).

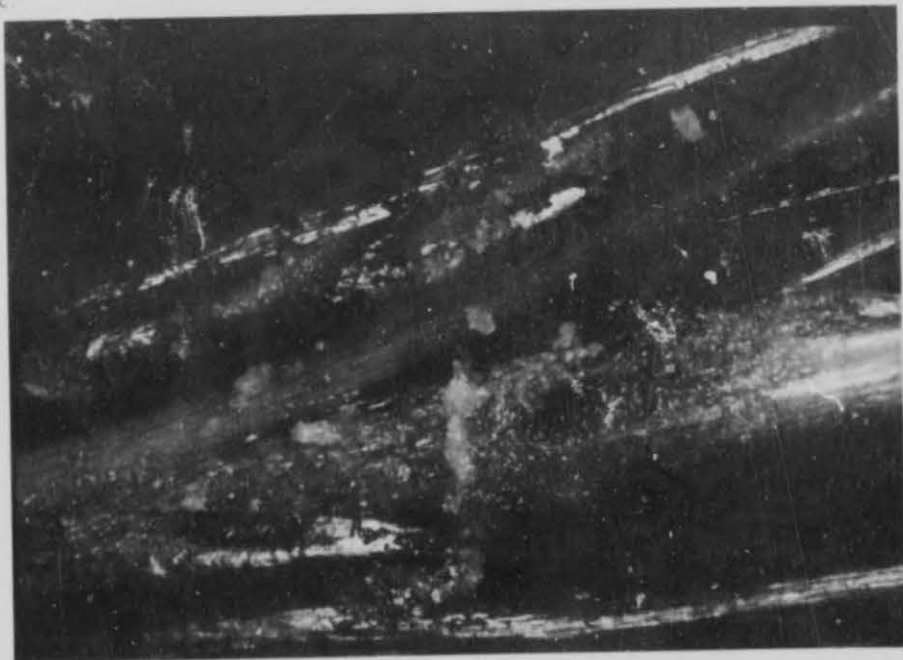


Figuur 5.4 Die effek van osmotikum (makrovoedingstowwe, NaCl, mannitol, PEG 1000) op kondisie van plante (afkomstig van die Bergriviermond) na 33 dae osmotiese spanning. Standaardfout is aangedui.



Figuur 5.5 Simptome veroorsaak deur PEG 1000 in *T.bulbosa*-plante by osmotiese potensiale laer as -0.32 MPa.

Volgens Lawlor (1970) is nekrose of afsterwe van blare kenmerkend van PEG. PEG is egter op die oppervlaktes van blare waargeneem (Fig. 5.6) en is waarskynlik nie deur die plante gemetaboliseer nie. Die verdroogde blaarpunte is aan moontlike verstopping van die geleidingsweefsel toegeskryf. Soute en mannitol is ook op blaaroppervlaktes waargeneem. Geen analyses van uitgeskeide stowwe is egter uitgevoer nie.

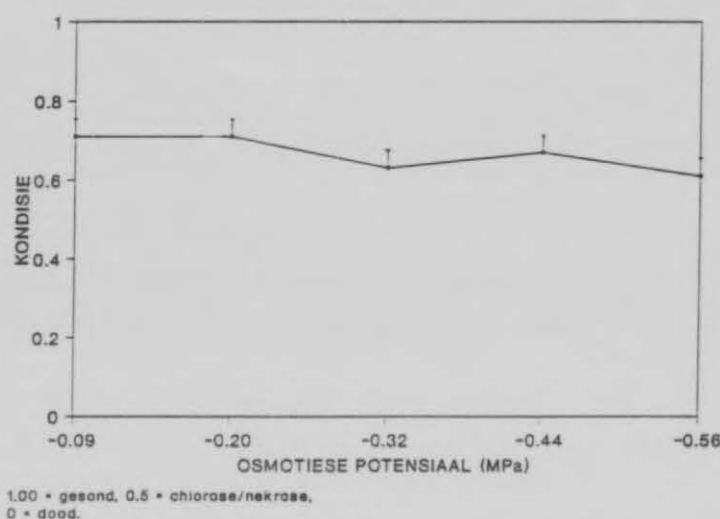


Figuur 5.6 Uitskeiding van die osmotikum PEG 1000 op blare van *T.bulbosa*-plante afkomstig van die Bergriviermonding.

Figuur 5.6 Uitskeiding van die osmotikum PEG 1000 op blare van *T.bulbosa*-plante afkomstig van die Bergriviermonding.

Hierdie resultate het getoon dat makrovoedingstowwe 'n veiliger keuse vir osmotiese studies sal wees as PEG soos ook blyk uit die werk van Termaat en Munns (1986) en Raitt (1987). In hierdie eksperiment is PEG nie gedetoksifiseer nie.

Daar was nie noemenswaardige verskille in kondisie by verskillende osmotiese potensiale nie (Fig. 5.7).



Figuur 5.7 Die effek van osmotiese potensiaal op kondisie van *T.bulbosa* L.-plante (afkomstig vanaf die Bergriviermonding) na 33 dae. Standaardfout is aangedui.

Slegs tussen die plante by die laagste (-0.56 MPa) en by die hoogste (-0.09 MPa) osmotiese potensiaal is betekenisvolle verskille waargeneem. Die afsterf van plante in gekontameneerde mannitoloplossings kon moontlik 'n rol hierin gespeel het.

Resultate is ook in terme van oorlewingstyd in dae ingewin, en uitgedruk as relatiewe oorlewingstyd, naamlik as 'n persentasie van die maksimum moontlike oorlewingstyd van 33 dae (Tabel 5.2).

Volgens Raitt (1988) was makrovoedingsoplossings 'n beter osmotikum as PEG of mannitol. Resultate vir *Triglochin bulbosa* L. het egter getoon dat makrovoedingstowwe, NaCl en PEG 1000 min of meer ewe suksesvol as osmotika aangewend kan word. Dit wil voorkom asof sukses van die osmotikums wat gebruik word saamhang met anatomiese kenmerke en aanpassingsmeganismes van die plant.

Probleme is ondervind met kontaminasie van mannitoloplossings ondanks byvoeging van swamdoder, en slegs 97.58% van al die plante het na 33 dae osmotiese spanning oorleef.

Die algehele effek van osmotiese potensiaal op *relatiewe oorlewingsyd is in Tabel 5.2 vervat.

Tabel 5.2 Die effek van osmotiese potensiaal op relatiewe oorlewingsyd (%) van T.bulbosa L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding.

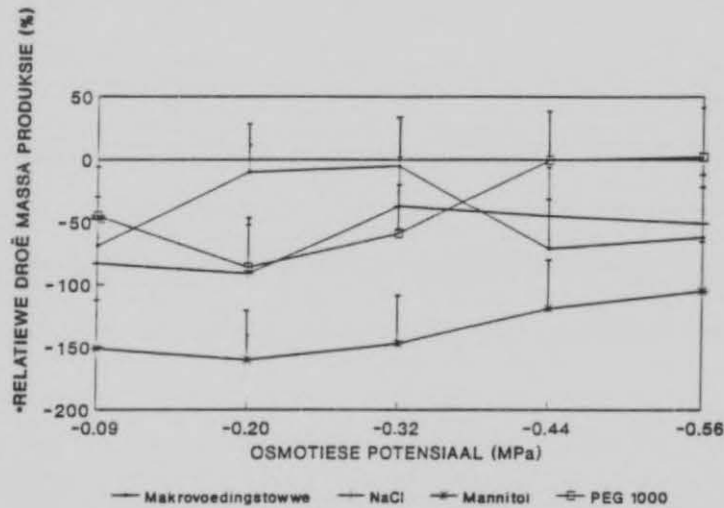
OSMOTIESE POTENSIAAL (MPa)				
-0.09	-0.20	-0.32	-0.44	-0.56
100.0	100.0	100.0	99.25	97.73

* 33 dae = 100%

Dit is duidelik dat plante beter gevaar het by hoër osmotiese potensiale. Die kontaminasie van mannitoloplossings was egter hoofsaaklik vir afname in oorlewing verantwoordelik. Dit het voorgekom asof die plant verskeie osmotikums en laer osmotiese potensiale kan tolereer omdat geen ernstige probleme met PEG 1000 ondervind is nie en die plante die eksperiment beter oorleef het as Didelta, Helianthus en Phaseolus wat aan soortgelyke oplossings blootgestel is (Raitt, 1988).

Droë massa is ook bepaal (in g) en herbereken as 'n persentasie van die mees suksesvolle behandeling (Fig. 5.8).

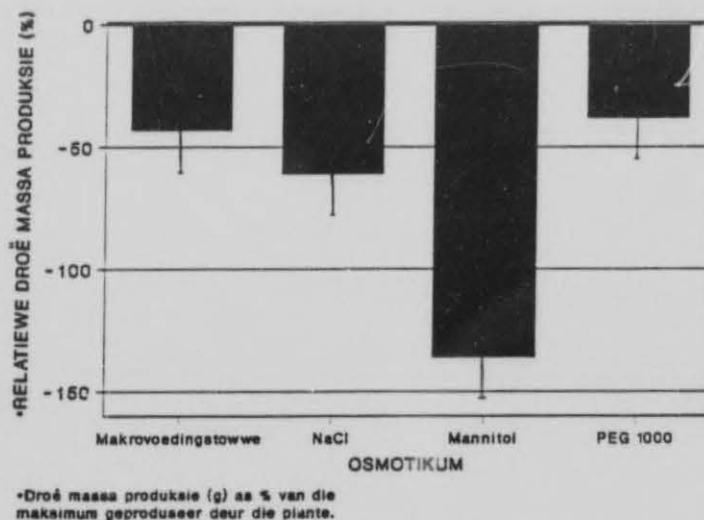
Daar was 'n algemene afname in droë massa by al die osmotikums en osmotiese potensiale uitgesonderd die PEG-oplossing by -0.56 MPa. Die afname by -0.44 was weglaatbaar klein (-0.6 %). Relatiewe droë massa produksie by verskillende osmotiese potensiale het slegs in laasgenoemde twee gevalle betekenisvol verskil.



* droëmassaproduksie (g) as % van die maksimum geproduseer deur die plante.

Figuur 5.8 Die effek van osmotikum en osmotiese potensiaal op *relatiewe droë massa produksie van *T.bulbosa* L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding (Standaardfout is aangedui).
*Droë massa produksie (g) as persentasie van die maksimum geproduseer deur die plante.

Relatiewe droë massa produksie was ewe swak in al die osmotika (indien mannitol buite rekening gelaat word) (Fig. 5.9). Die uitsondering is hier by plante in makrovoedingstowwe by -0.20 MPa waar 'n kleiner afname in droë massa plaasgevind het.

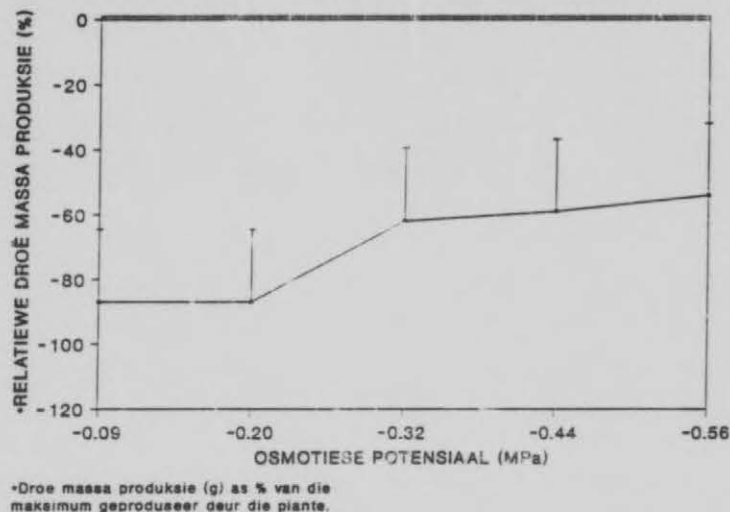


*Droë massa produksie (g) as % van die maksimum geproduseer deur die plante.

Figuur 5.9 Die effek van osmotikum op *relatiewe droë massa produksie van *T.bulbosa* L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding.

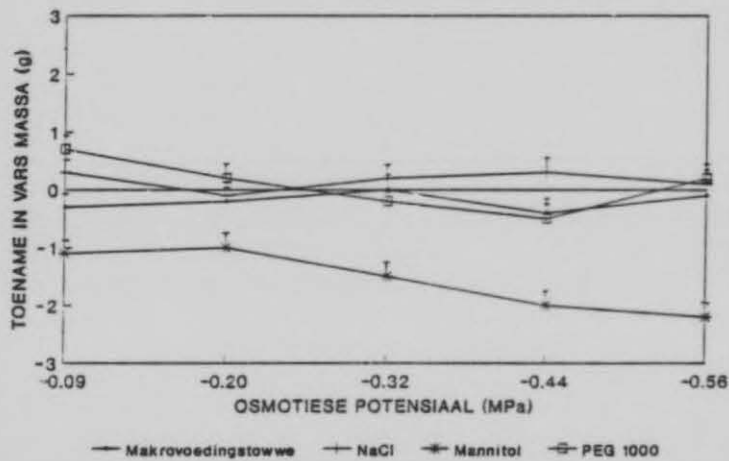
Plante in makrovoedingstowwe, NaCl en PEG 1000 het min of meer dieselfde afname in droë massa getoon, terwyl afname by plante in mannitol aansienlik groter was. Relatiewe droë massa afname het nie betekenisvol by verskillende osmotiese potensiale verskil nie (Fig. 5.10).

Dit wil egter voorkom (veral ten opsigte van NaCl) of die afname in droë massa minder was by die laer osmotiese potensiale. Die droë massa van halofiete verhoog in die teenwoordigheid van elektrolietvlakke hoër as die normale in kultuuroplossing (Flowers, 1975), en die afname is dus moontlik toe te skryf aan die aanvanklike hoër droë massas van die plante afkomstig uit die oorspronklike groeimedium.



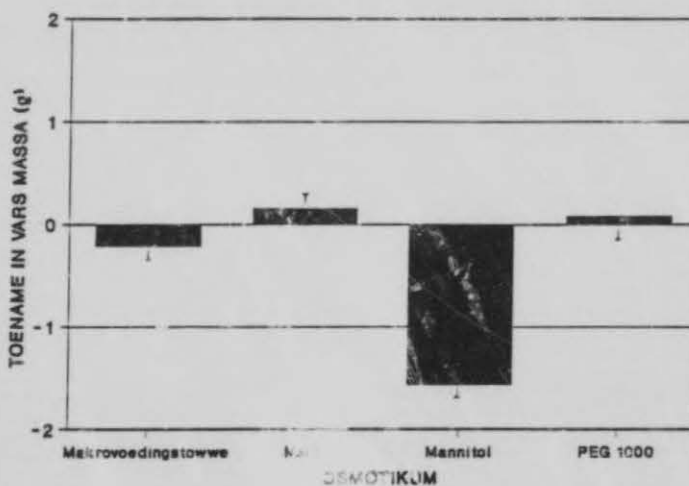
Figuur 5.10 Die effek van osmotiese potensiaal op *relatiewe droë massa produksie van *T.bulbosa* L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding.

Bepalings van toename in vars massa vir onderskeie osmotika en osmotiese potensiale is in Fig. 5.11 aangedui.



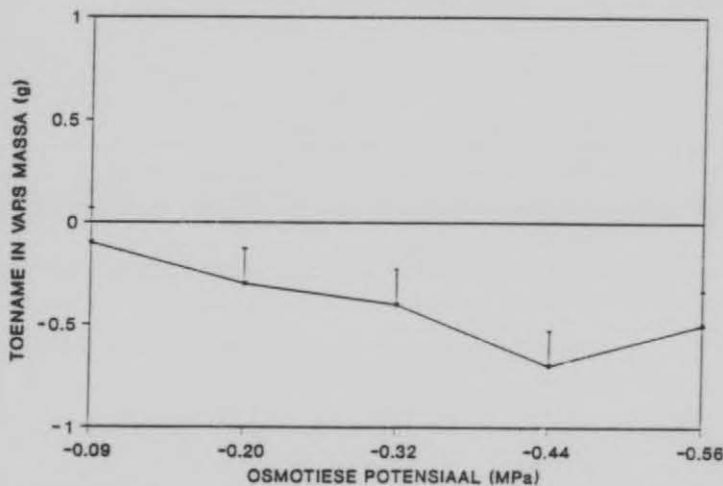
Figuur 5.11. Die effek van osmotikum en osmotiese potensiaal op toename in vars massa van *T.bulbosa* L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding.

Dit suggereer 'n toename in vars massa by NaCl en PEG 1000 in vergelyking met die ander osmotika, maar geen betekenisvolle verskille is gevind nie. Mannitol het die grootste afname veroorsaak, en die effek van makrovoedingstowwe, NaCl en PEG 1000 op varsmassatoename was dieselfde (Fig. 5.12).



Figuur 5.12. Die effek van osmotikum (makrovoedingstowwe, NaCl, mannitol, PEG 1000) op toename in vars massa van *T.bulbosa* L.-plante afkomstig van die Bergriviermonding.

Groter afname in vars massa het by sommige van die laer osmotiese potensiale plaasgevind (Fig. 5.13).



Figuur 5.13. Die effek van osmotiese potensiaal op toename in vars massa van *T. bulbosa*-plante afkomstig van die soutmoeras by die Bergriviermonding.

Rakende die oorspronklike vraag naamlik of die effek van NaCl op die plante ioonspesifiek of osmoties is, het hierdie ondersoek getoon dat osmotiese effekte moontlik van groter belang is omdat plante in al die osmotika (buiten mannitol) dieselfde gevaar het. Dit is in ooreenstemming met Raitt(1988) se bevindings en vergelyk goed met die invloed wat NaCl volgens Parham (1970 - soos aangehaal deur Ranwell, 1972) op *Triglochin maritima* uitoefen.

Die hoogste konsentrasie in die ekwi-osmotiese oplossings was ekwivalent aan 100 mol.m^{-3} NaCl en is so gekies ten einde dit met die ondersoek van Raitt (1988) te kan vergelyk. Die osmotiese potensiale van die watermonsters wat by die riviermonding geneem is (Hoofstuk 2, Tabel 2.5), was egter baie laer as die laagste osmotiese potensiaal (-0.56 MPa) wat deur die osmotikums geskep is (Tabel 5.1). Studies by nóg laer osmotiese potensiale kan dus verder lig werp op hierdie onderwerp omdat *T. bulbosa* NaCl-konsentrasies tot 1550 mol.m^{-3} kan tolereer (Becker *et al.* 1986). Verskille tussen osmotikums sal dan ook moontlik duideliker na vore kom.

HOOFSTUK 6

KORTTERMYNOPNAMESTUDIES MET AFGESNYDE WORTELS.

6.1. Inleiding.

Sommige organismes soos die Halobacteria en sekere seewiere besit 'n hoë mate van selektiewe ionopname (byvoorbeeld kalium) in die teenwoordigheid van hoë natriumkonsentrasies in die groeimedium (Ranwell, 1972). Volgens Parham (1970 - soos aangehaal deur Ranwell, 1972) vertoon halofitiese angiosperme 'n soortgelyke eienskap.

Volgens Parham (1970 - soos aangehaal deur Ranwell, 1972) en Jefferies (1973) het maksimum opname van kalium deur die wortels van Triglochin maritima slegs plaasgevind wanneer die konsentrasie van natrium sowel as dié van kalium in die buite-oplossing hoog was. In opnamestudies met afgesnyde wortels het Triglochin bulbosa meer kalium as natrium opgeneem uit oplossings met gelyke verhoudings van natrium en kalium (Becker *et al.*, 1986). Voorts het analise van T.bulbosa 'n feitlik 1:1 verhouding van K:Na getoon (Hoofstuk 3, par.3.3), wat nie tipies by halofiete is nie. Hierdie bevindings dui op die moontlikheid van 'n hoogs selektiewe kaliumopnamemeganisme by T.bulbosa.

Dit word algemeen aanvaar dat kaliumopname by veral nie-halofiete oorwegend 'n aktiewe proses is (Bowling, 1976). Wat betref natriumopname bestaan daar egter verskil van mening. Met die toepassing van desorpsiebehandelings kan 'n aanduiding verkry word van die mate waartoe die opnameproses aktief of passief van aard is (Jooste & De Bruyn, 1979).

'n Hoë (twee of meer) temperatuurkoeffisiënt word gewoonlik ook as 'n maatstaf van aktiewe ionopname beskou (Epstein, 1972; Bowling, 1976). In hierdie ondersoek is die invloed van temperatuur op die opname van natrium en kalium ondersoek ten einde meer lig op die aard van opname van genoemde ione te werp.

Metaboliese gifstowwe het in die reël ook 'n negatiewe invloed op veral die metaboliese komponent van ioonopname. In hierdie ondersoek is die invloed van die respiratoriese ontkoppelaar 2,4-dinitrofenol (DNP) op die opname van kalium en natrium ondersoek.

6.2. Materiaal en metodes.

Intakte plante afkomstig van twee lokaliteite (Velddrif en Stellenbosch) is aanvanklik in die oorspronklike groeimedium behou. (Dié plante is as twee ekotipes gespesifiseer omdat die morfologie van die kusekotipe na groei van een seisoen verander het na dié van die binnelandse tipe.) Saad van Phaseolus vulgaris var. Contender is in klam sand ontkiem. Kiemplante is met kraanwater beaat en na twee weke in halfsterkte volledige Hoagland voedingsoplossing oorgeplaas. Op dieselfde tydstip is Triglochin -plante uit hul natuurlike groeimedium verwyder, die wortels deeglik afgespoel en in soortgelyke voedingsoplossing geplaas.

Sodra genoegsame nuwe wortelontwikkeling plaasgevind het (in 'n groeikamer met dagtemperatuur $27 \pm 1^\circ\text{C}$; nagtemperatuur $18 \pm 1^\circ\text{C}$; daglengte 16 uur; ligintensiteit $52.5 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) is die proewe uitgevoer. Die wortels is onder lopende kraanwater, gevolg deur gedistilleerde water, afgespoel. Die wortelpunte is afgesny en in 'n $0.0005 \text{ mol}\cdot\text{dm}^{-3} \text{ CaSO}_4$ -oplossing gesuspenseer. Na bepaling van vars massa is monsters van die wortels in nylon gaassakkies (50 x 70 mm) bestaande uit drie kompartemente geplaas (Jooste & De Bruyn, 1979). Wortels van Triglochin afkomstig van die twee lokaliteite en van Phaseolus is in die afsonderlike kompartemente geplaas. Dit het verseker dat die verskillende wortels aan identiese eksperimentele toestande onderwerp word.

Die sakkies bevattende die wortelmonsters is in 'n belugte $0.0005 \text{ mol}\cdot\text{dm}^{-3} \text{ CaSO}_4$ -oplossing by 25°C geplaas. Die minimum volume van hierdie oplossing - die sogenaamde intermediêre oplossing - was 150 cm^3 per monster. Na 30 minute in die intermediêre oplossing is die monsters in die onderskeie eksperimentele oplossings oorgeplaas wat ook deurgaans belug is. Die monsters is vir opnametydperke van 5, 30 en 120 minute in die eksperimentele oplossings gelaat.

Elke monster (sakkie) is vervolgens vir 'n totale tydperk van een minuut in 'n reeks van vier bekere bevattende 200 cm^3 gedistilleerde water gespoel. Sommige monsters (sien teks) is aan 'n desorpsiebehandeling by 2°C vir 30 minute in 'n deurlugte desorpsiemedium met minimum volume van 250 cm^3 per monster onderwerp. Sowel die eksperimentele oplossings as die desorpsiemedia het KCl of NaCl by 'n konsentrasie van $0.00005\text{ mol.dm}^{-3}$ in 'n $0.0005\text{ mol.dm}^{-3}$ CaSO_4 -oplossing bevat. By die eksperimentele oplossings is benaderd $333\text{Bq } ^{86}\text{Rb}$ of ^{22}Na per 2 dm^3 as merkers bygevoeg. ^{86}Rb is as plaasvervanger vir ^{42}K gebruik (Epstein & Hagen, 1952; Epstein, 1961; Rains et al., 1964).

Die pH van sowel die eksperimentele oplossing as die desorpsiemedium het tussen 5.5 en 6.0 gevarieer. In die ondersoek oor die invloed van temperatuur op opname was die temperatuur van die eksperimentele oplossings 25°C en 3°C , terwyl desorpsie deurgaans by 2°C uitgevoer is. Waar die invloed van 2,4-dinitrofenol (DNP) ondersoek is, is laasgenoemde by 'n konsentrasie van $0.0005\text{ mol.dm}^{-3}$ gebruik.

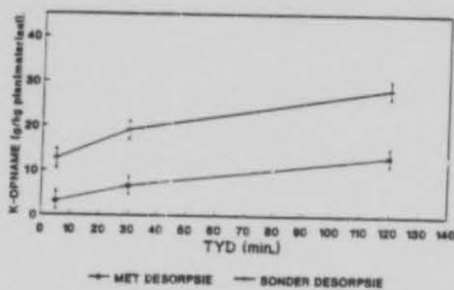
Na verwydering van die monsters uit die eksperimentele oplossing of desorpsiemedium is hul op filtreerpapier vir 12 uur geplaas om droog te word. (Té droë materiaal is bros en moeilik om uit sakkies te verwyder). Vervolgens is die monsters vir 48 uur by 80°C gedroog, waarna die droë massa bepaal is. Die monsters is veras volgens 'n wysiging van die metode beskryf deur Du Preez et al. (1981), en radiometries geanaliseer deur gebruikmaking van 'n kommersiële sintillasiemengsel in 'n vloeistofsintillasieteller. Kalium- en natriumopname is bereken uit die ^{86}Rb - en ^{22}Na -inhoud van die monsters en die spesifieke aktiwiteit van die eksperimentele oplossings.

Vier herhalings per behandeling is gebruik. Die gemiddelde en standaardfout vir elke behandeling is bereken. Verskille tussen gemiddeldes van meer as twee keer die standaardfout is as betekenisvol beskou. 'n Statistiese GLM-prosedure is op die gegewens uitgevoer om verskille tussen die veranderlikes plant, tyd, desorpsie, temperatuur en DNP te identifiseer en 'n p-waarde van 0.05 is as betroubaarheidsvlak gebruik (Anon., 1985).

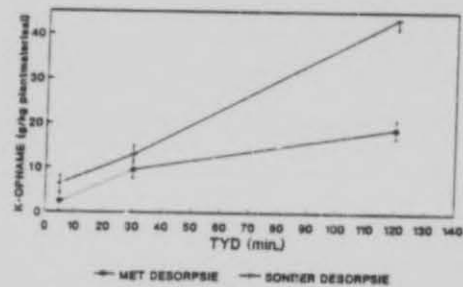
6.3. Resultate en bespreking.

Invloed van desorpsie op die behoud van opgeneemde kalium en natrium.

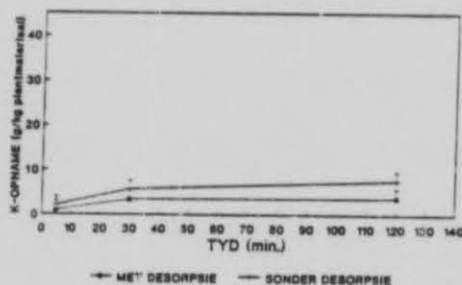
By die wortels van al drie plantsoorte was desorpsie verantwoordelik vir die onttrekking van 'n aanmerklike hoeveelheid van die opgeneemde kalium (Fig. 6.1, 6.2 en 6.3). Tabel 6.1 toon dat hierdie afname in kaliuminhoud met desorpsie, veral n. die langer opnameperiode van 120 minute, besonder konstant was. Dit is ook opvallend dat kaliumopname hoër was by die twee *Triglochin*-ekotipes as by die boontjie (Fig. 6.1, 6.2 en 6.3).



Figuur 6.1. K^+ -opname deur afgesnyde wortels van *T. bulbosa* van nie-saline habitat met en sonder 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.2. K^+ -opname deur afgesnyde wortels van *T. bulbosa* van saline habitat met en sonder 'n desorpsiebehandeling.

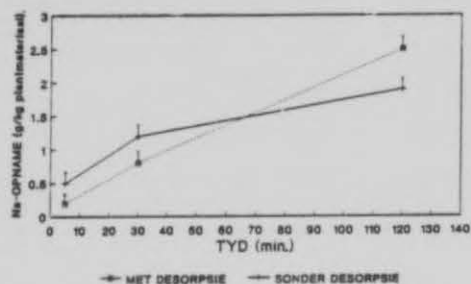


Figuur 6.3. K^+ -opname deur afgesnyde wortels van *P. vulgaris* met en sonder 'n desorpsie-behandeling.

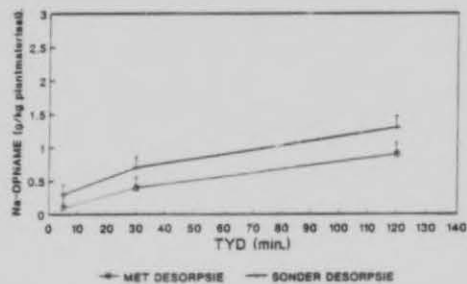
TABEL 6.1. Persentasie afname van kaliumopname deur afgesnyde wortels met desorpsie.

TYD	<u>T.bulbosa</u>	<u>T.bulbosa</u>	<u>P.vulgaris</u>
(min)	(Stellenbosch)	(Velddrif)	(var. Contender)
5	75.0	63.6	54.1
30	65.2	26.7	40.8
120	53.1	56.5	51.9

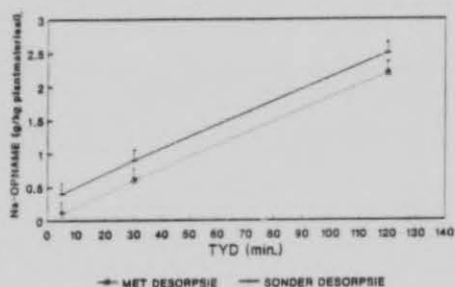
Soos in die geval van kalium, is die natriuminhoud van die wortels ook deur 'n desorpsiebehandeling verminder (Fig. 6.4, 6.5 en 6.6). ('n Uitsondering het egter by die Triglochin van Stellenbosch by die 120 minute opnameperiode voorgekom; hierdie verskynsel kan nie verklaar word nie.)



Figuur 6.4. Na⁺-opname deur afgesnyde wortels van T.bulbosa van nie-saline habitat met en sonder 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.5. Na⁺-opname deur afgesnyde wortels van T.bulbosa van saline habitat met en sonder 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.6. Na⁺-opname deur afgesnyde wortels van P.vulgaris met en sonder 'n desorpsiebehandeling.

Persentasiegewys was die afname in natriuminhoud met desorpsie (Tabel 6.2) minder as in die geval van kalium (Tabel 6.1).

TABEL 6.2. Persentasie afname van natriumopname deur afgesnyde wortels met desorpsie.

TYD	<u>T.bulbosa</u>	<u>T.bulbosa</u>	<u>P.vulgaris</u>
(min.)	(Stellenbosch)	(Velddrif)	(var. Contender)
5	60.0	66.0	75.0
30	33.3	42.9	33.3
120	-31.6	30.8	12.0

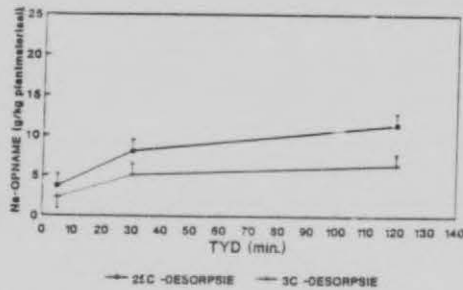
Dit wil voorkom asof 'n kleiner passiewe komponent by natrium- as by kaliumopname betrokke is. So 'n verskynsel is heel aanvaarbaar in die geval van die wortels van die twee halofitiese plante, maar vreemd in die geval van die boontjie.

Die hoeveelheid natrium opgeneem (met en sonder desorpsie) was ongeveer dieselfde by Triglochin van Stellenbosch en Phaseolus, terwyl natriumopname by Triglochin van Velddrif laer was. Die moontlikheid van 'n aanvanklike hoër natriuminhoud in die wortels van die plante afkomstig uit die saline omgewing is onwaarskynlik, aangesien al die plante vir minstens twee weke vóór die uitvoering van die opname-onderzoek aan dieselfde behandeling (halfsterkte voedingsoplossing) onderwerp was.

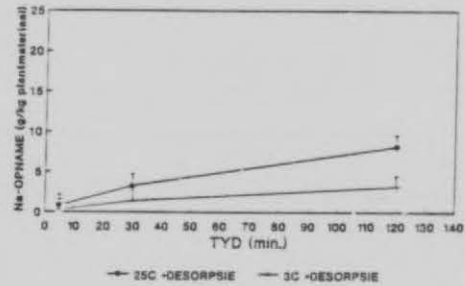
Invloed van temperatuur op kalium- en natriumopname.

In die geval van kaliumopname deur die wortels van al drie plantsoorte is variërende resultate verkry wat gevolglik nie hier vervat is nie. Nogtans is dit duidelik dat opname deur lae temperatuur onderdruk is.

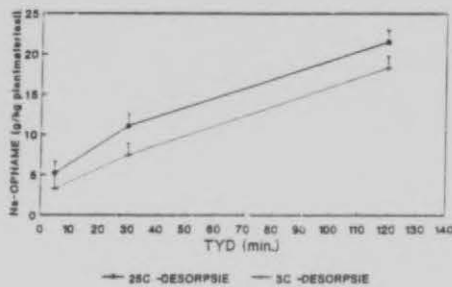
Weens gebrek aan genoegsame proefmateriaal is wortels van Triglochin (Stellenbosch) nie in die geval van natriumopname gebruik nie. Natriumopname is deurgaans deur die lae temperatuur onderdruk (Fig. 6.7 tot en met 6.10).



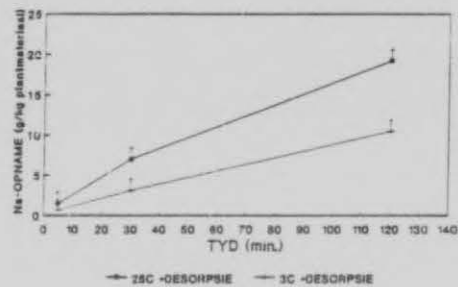
Figuur 6.7. Na⁺-opname deur afgesnyde wortels van *T. bulbosa* van Velddrif by verskillende temperature sonder 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.8. Na⁺-opname deur afgesnyde wortels van *T. bulbosa* van Velddrif by verskillende temperature met 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.9. Na⁺-opname deur afgesnyde wortels van *P. vulgaris* by verskillende temperature sonder 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.10. Na⁺-opname deur afgesnyde wortels van *P. vulgaris* by verskillende temperature met 'n desorpsiebehandeling.

Persentasiegewys (Tabel 6.3) het hierdie onderdrukking waar 'n desorpsiebehandeling toegepas is, en gevolglik aktiewe opname verteenwoordig, slegs met een uitsondering, oor die 50% beloop.

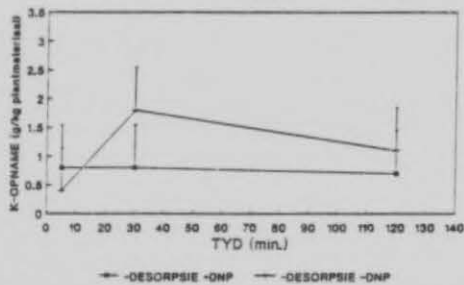
Tabel 6.3. Persentasie afname van natriumopname deur afgesnyde wortels met afname in temperatuur.

TYD (min.)	BEHANDELING	<i>T. bulbosa</i> (Velddrif)	<i>P. vulgaris</i> (var. Contender)
5 30 120	Met desorpsie	62.5 57.6 61.0	53.3 55.7 45.3
5 30 120	Sonder desorpsie	37.8 37.0 43.9	36.5 32.4 14.9

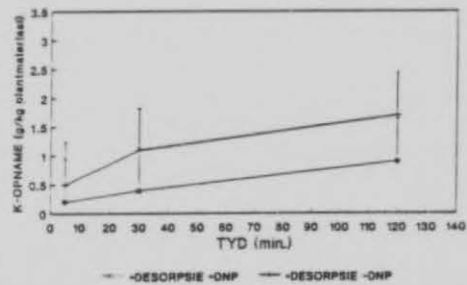
Waar 'n desorpsiebehandeling nie toegepas is nie ('n aanduiding van die aktiewe plus passiewe komponent) was die onderdrukking weens lae temperatuur nie so groot as in die geval waar die passiewe komponent deur desorpsie verwyder is nie. Die aanduiding is dus dat natriumopname 'n aansienlike temperatuurgevoelige metaboliese komponent behels.

Invloed van DNP op kalium- en natriumopname.

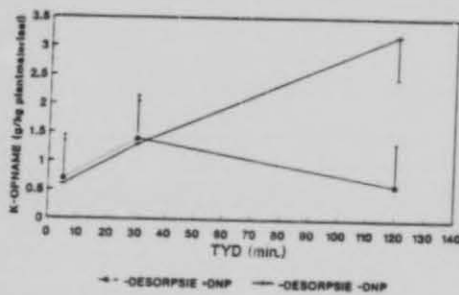
Weens gebrek aan genoegsame proefmateriaal is die ondersoek slegs met wortels van Triglochin (Velddrif) en Phaseolus uitgevoer. In die geval van kaliumopname is weer eens variërende resultate verkry. Dit is egter duidelik dat opname deur DNP onderdruk is (Fig. 6.11 tot en met 6.14; Tabel 6.4), en dat groter onderdrukking by Phaseolus as by Triglochin voorgekom het. Laasgenoemde blyk veral uit die persentasie onderdrukking by die 120 minute opnameperiode (Tabel 6.4). Desorpsie het blykbaar nie 'n noemenswaardige invloed gehad nie.



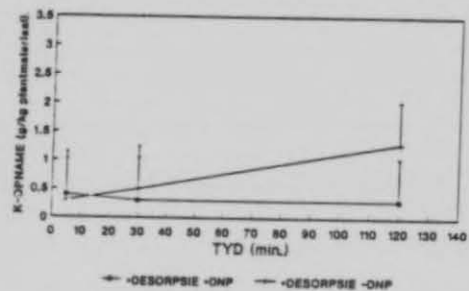
Figuur 6.11 K⁺-opname deur afgesnyde wortels van T.bulbosa van Velddrif met 'n DNP- en sonder 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.12 K⁺-opname deur afgesnyde wortels van T.bulbosa van Velddrif met 'n DNP- en desorpsiebehandeling.



Figuur 6.13 K^+ -opname deur afgesnyde wortels van *P.vulgaris* met 'n DNP- en sonder 'n desorpsie-behandeling.

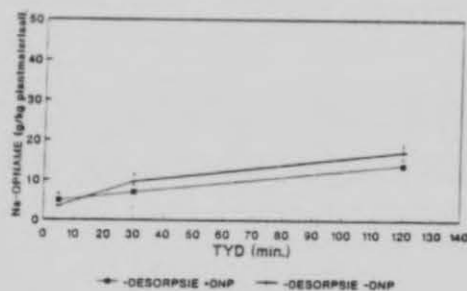


Figuur 6.14 K^+ -opname deur afgesnyde wortels van *P.vulgaris* met 'n DNP- en desorpsiebehandeling.

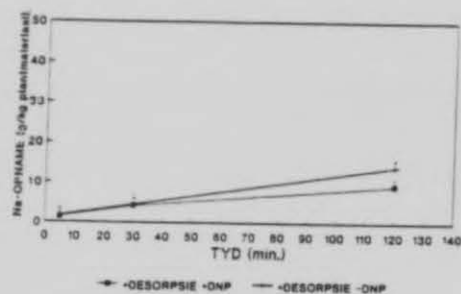
TABEL 6.4. Persentasie afname van kaliumopname deur afgesnyde wortels met DNP.

TYD (min.)	BEHANDELING	<i>T. bulbosa</i> (Velddrif)	<i>P. vulgaris</i> (var. Contender)
5 30 120	Met desorpsie	60.0 63.6 47.1	-33.3 40.0 76.9
5 30 120	Sonder desorpsie	-1.0 55.6 36.4	-16.0 -7.7 81.3

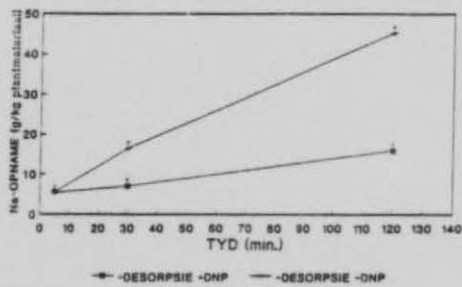
Natriumopname deur die wortels van albei plantsoorte is deur DNP onderdruk (Fig. 6.15 tot en met 6.18; Tabel 6.5),



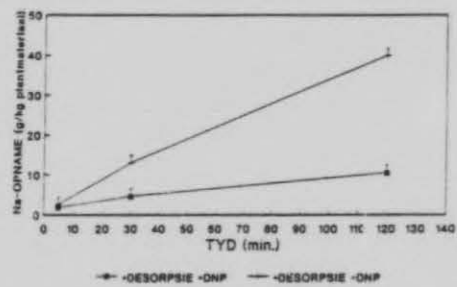
Figuur 6.15 Na^+ -opname deur afgesnyde wortels van *T.bulbosa* van Velddrif met 'n DNP- en sonder 'n desorpsiebehandeling.



Figuur 6.16 Na^+ -opname deur afgesnyde wortels van *T.bulbosa* van Velddrif met 'n DNP- en desorpsiebehandeling.



Figuur 6.17 Na^+ -opname deur afgesnyde wortels van *P.vulgaris* met 'n DNP- en sonder 'n desorpsie-behandeling.



Figuur 6.18 Na^+ -opname deur afgesnyde wortels van *P.vulgaris* met 'n DNP- en desorpsiebehandeling.

TABEL 6.5 Persentasie afname van natriumopname deur afgesnyde wortels met DNP.

TYD (min.)	BEHANDELING	<i>T.bulbosa</i> (Velddrif)	<i>P.vulgaris</i> (var. Contender)
5 30 120	Met desorpsie	23.5 6.6 34.3	29.6 64.1 73.7
5 30 120	Sonder desorpsie	-40.0 27.1 19.2	1.8 57.0 64.7

Soos in die geval van kaliumopname, is die opname van natrium deur wortels van *Phaseolus* tot 'n groter mate onderdruk as dié deur die wortels van *Triglochin* (Tabel 6.5). Opnamepatrone is ook nie noemenswaardig deur 'n desorpsiebehandeling beïnvloed nie.

HOOFSTUK 7

ALGEMENE BESPREKING EN GEVOLGTREKKINGS.

Besoedeling in getyrieviere is bepalend vir die spesiesamestelling van die natuurlike plantegroei wat daarin voorkom. Om te bepaal of verhoogde besoedeling moontlik die spesiesamestelling van die Bergriviermonding in die nabye toekoms noemenswaardig kan verander, is kennis van die plant-substraat interaksie en plantfisiologiese aanpassings fundamenteel. *T.bulbosa* is 'n goeie verteenwoordiger van die plantegroei van die Bergriviermonding en soortgelyke ekosisteme (Fig. 1), en daarom is 'n ondersoek na fisiologiese en anatomiese aanpassing van dié plant aan huidige besoedelingsvlakke uitgevoer.

Analise van die natuurlike groeimedium (Hoofstuk 2) het aangetoon dat *Triglochin bulbosa* in waterdeurdrenkte soutnatrium gronde voorkom (Tabel 2.1). In vergelyking met grond en water wat normaalweg in die groei van nie-halofiete en matig-soutbestande gewasse betrokke is, heers uiterste braktoestande waaronder min plante sal oorleef.

Volgens Hackett (1964) is plantspesies tot verskillende mate in staat om by veranderinge in waterstofioonkonsentrasies en meegaande effekte wat pH-veranderinge in die groeimedium induseer, aan te pas. Variasie in pH was nie so drasties dat dit algemene voedingstofopname sou belemmer nie (Tabel 2.2 - Mengel & Kirkby, 1987), en dit wil voorkom of osmoties eerder as pH-effekte bepalend vir die plant se aanpassing kan wees.

Wat beskikbaarheid van voedingstowwe betref was hoeveelhede fosfaat hoog indien dit vergelyk word met waardes wat normaalweg in grondoplossing verkry word (Epstein, 1972), terwyl kalium- en kalsiumkonsentrasies, asook persentasie stikstof en -organiese materiaal besonder laag was in verhouding tot die ander elemente (Fig. 2.2, Fig. 2.3 en Tabel 2.3).

Baie lae konsentrasies kalium in vergelyking met natrium was aanwesig in die grond (Fig. 2.2) en die plante moet - om effektief te oorleef - 'n hoogs effektiewe kaliumopnamemeganisme besit. Die

teenwoordigheid van so 'n meganisme in die plante is bevestig deurdat kalium en natrium in bykans gelyke verhoudings in die plantmateriaal voorgekom het (Fig. 3.1 en 3.2), in teenstelling met die lae kaliuminhoud in die groeimedium (Fig. 2.2 & Fig. 2.3).

Rakende waterkwaliteit is bevind dat die water geensins vir besproeiingsdoeleindes geskik is nie, en dat dit 'n groot gevaar inhou vir plante wat betref natrium sowel as neutrale soute (Tabel 2.4, Fig. 2.4). Benaderde osmotiese potensiaal (Tabel 2.4) van die water was baie laer as dié in nie-saline gebiede waar wel voldoende water beskikbaar is, asook baie laer as dié van 'n Hoagland voedingsoplossing (Epstein, 1972).

Die hoë soutkonsentrasie in die water - veral van natrium en chloried (Fig. 2.4) - sal by die meeste gewasse beskadiging veroorsaak indien dit op die loofdele sou beland. Volgens Mengel & Kirkby (1987) word dit as algemene reël aanvaar dat besproeiingswater nie meer as 5.6 me.dm^{-3} moet bevat nie. Die plant Triglochin bulbosa is dus dramaties aangepas om hierdie toestand te oorleef. Genoemde plantsoort was ook in staat om by reduserende toestande in die grond aan te pas.

Dit is duidelik dat T.bulbosa uiterste spanningstoestande tolereer deur gebruik te maak van 'n kombinasie van fisiologiese strategieë wat algemeen deur plante aangewend word om hoë soutkonsentrasies te oorleef (Chapman, 1976; Ranwell, 1972; Greenway, 1962; Greenway & Rogers, 1963; Greenway et al., 1965) om dié toestande te tolereer. Hierdie plantsoort toon afsterwing van blare aan die einde van die groeiseisoen (Van Wyk, 1983), het sukkulente blare en soutuitskeiding vind plaas indien die plante in substrate met hoë soutkonsentrasies (Obermeyer, 1966) voorkom. Raitt (1988) het 'n uitgebreide verwysingslys na literatuur oor die reaksie van monokotiele teenoor soute voorsien.

Triglochin bulbosa toon duidelik meganismes van aanpassing wat tipies by halofiete voorkom. Analise van die makrovoedingstofinhoud van blare en wortels (Hoofstuk 3) het getoon dat die hoogste konsentrasies natrium en kalium in die blare voorgekom het, terwyl fosfaat meer prominent in die wortels was. Konsentrasies kalium en magnesium hoër as 'n vlak wat normaal beskou word (Epstein, 1972), was in die plante teenwoordig (Fig. 3.1 en Fig. 3.2). Die groter opname van kalium as natrium uit die

omringende omgewing kan moontlik op 'n baie effektiewe kalium-opnamemeganisme dui. Flowers (1975) verwys na sulke moontlike hoogs effektiewe ioonopnamemeganismes in halofiete.

In verhouding tot ander makrovoedingstofelemente is baie laer konsentrasies kalsium in die plante gevind wat moontlik aan die invloed van hoë aluminiumkonsentrasies toegeskryf kan word. Aluminiumtoleransie van verskeie kultivars van koring, gars en sojabone is geassosieer met die vermoë om aluminiumgeïnduseerde kalsiumtekorte of verminderde kalsiumvervoer te weerstaan (Foy, Fleming & Gerloff, 1972). Aluminiumgeïnduseerde afname van kalsiumopname is deur Horton & Kirkpatrick (1976) en Kotze, Shear & Faust (1976) by onderskeidelik perske- en appelbome gevind (soos aangehaal deur Foy et al., 1978).

Plante kan hoë konsentrasies nie-essensiële elemente - sommige toksies (bv. aluminium) - akkumuleer (Mengel & Kirkby, 1987), en 'n verskeidenheid toleransiemeganismes teenoor toksiese konsentrasies swaarmetale is bekend (Woolhouse, 1983). Analise van plantmateriaal het getoon dat toksiese vlakke van yster en aluminium in die plante voorgekom het (Fig. 3.3 en 3.4). Koper en mangaan was nie in oormatige hoeveelhede in blare of wortels teenwoordig nie, terwyl sinkkonsentrasies effens hoër was as wat normaalweg in plante gevind word (Epstein, 1972).

Toleransie teenoor aluminium is moontlik verkry deur dit tot die wortels te beperk of deur die effek daarvan te versag (Lee, 1971; Foy et al, 1978) met behulp van hoë konsentrasies voedingselemente in die plant en groeimedium. Eersgenoemde strategie is ook deur azaleas (volgens Lunt & Kufranek (1970) soos aangehaal deur Woolhouse, 1983), rys (Howeler & Cavadid, 1976), rog (Mugwira, Elgewhary & Patel, 1976) en lusernklone (Foy, Chaney & White, 1978) aangewend.

Ystertoleransie van T.bulbosa staan in verband met aanpassing van die plant aan oorstromde toestande. Volgens Foy et al. (1978) is plante wat goed aanpegas is by waterdeurdrenkte toestande normaalweg ook bestand teenoor ystertoksiseit. Anatomie van die plant speel hier 'n belangrike rol in die voorsiening van suurstof aan die wortels (Hoofstuk 4). Triglochin bulbosa weerstaan moontlik die toksiese konsentrasies yster deur oksidasie van Fe^{2+} by die worteloppervlak (Bartlett, 1961), presipitasie van FeS

op die worteloppervlak (Ponnamperuma, 1972) en beperkte vervoer van yster van die wortels na die loot (Tadano, 1975 - soos aangehaal deur Crawford, 1982).

Gronde waarin dié tipe ystertoksisteit voorkom het dikwels 'n lae uitruilkapasiteit en die kalium en kalsiuminhoud is laag (Mengel & Kirkby, 1987), wat heeltemal in ooreenstemming is met die lae konsentrasies wat in die grond gevind is (Fig. 2.2). Dit versterk die vermoede dat toksiese konsentrasies yster tydens reduserende toestande in die grond heers.

Die hoë konsentrasies NaCl in die groeimedium kan moontlik 'n verklaring bied vir die hoë konsentrasies yster wat in die blare van T.bulbosa aangetref is. Volgens Tadano (1975 - soos aangehaal deur Crawford, 1982) het NaCl die ysterinhoud van ryswortels verhoog. Dit is toegeskryf aan 'n afname in ysterretensievermoë en nie aan uitsluiting van yster nie.

Opnamestudies van mangaan en yster met behulp van plante in waterkultuur kan meer lig werp op die aard van die toleransiemeganisme van die plant teenoor swaarmetale. Die invloed wat NaCl op die opname van yster uitoefen, is ook 'n aspek wat ondersoek kan word.

Triglochin bulbosa kom algemeen voor in waterdeurdrenkte gronde en toon ook 'n behoefte aan oorvloeding (Van Wyk, 1983). Die plante kom egter ook voor in goed-deurlugte nie-saline habitat. Volgens Strogonov (soos aangehaal deur Waisel, 1972) is morfologiese en anatomiese veranderinge soos toename in sukkulensie, 'n tipiese reaksie van halofiete op saliniteit. Twee ekotipes van T.bulbosa - afkomstig van Stellenbosch en Velddrif - is ondersoek en het verskil ten opsigte van morfologie en blaaranatomie.

Die wortels en risome van die ekotipe van Velddrif is ongetwyfeld by oorstromde toestande aangepas. Groot dunwandige epidermisselle omring jonger wortels (Fig. 4.1) terwyl 'n gelignifiseerde eksodermis (Fig. 4.2) die beskermingsfunksie van die epidermis in ouer wortels oorgeneem het. Volgens Fahn (1982) is groot dunwandige epidermisselle sonder wortelhare 'n algemene verskynsel wat by plante in waterryke omgewings voorkom. Die aerenchimatiese korteks verklaar hoe die plant moontlik toestande van

oorstroming en die daarmee gepaardgaande ystertoksisiteit tolereer (Esau, 1977; Mengel & Kirkby, 1987). Volgens Fahn (1982) en Mengel & Kirkby (1987) oksideer wortels ione wat in toksiese hoeveelhede in die wortelarea voorkom met behulp van deurlugting vanaf die blare. 'n Uitgebreide wortelstelsel help om T.bulbosa in die modder te anker en die groot hoeveelheid aerenchimatiese weefsel voorsien 'n doeltreffende sisteem om die worteloppervlak te vergroot sonder om die hoeveelheid respiratoriese weefsel te verhoog (Williams & Barber, 1961 -soos aangehaal deur Waisel, 1972).

Bywortels van Triglochin is triarg in teenstelling met die kenmerkend poliarge bywortels van monokotiele (Fahn, 1982), maar volgens Anderson (1974) is die kleiner stele met minder protoxileemgroepe in ooreenstemming met ander spesies wat in soutmoerasse groei.

'n Kruipende risoom is by Triglochin aanwesig wat wel (volgens Dawson (19) soos aangehaal deur Waisel, 1972) in Angiospermae wat in fluktuierende oorstroomde gebiede voorkom, aangetref word. Die epidermis van die risoom is ook gedegenerer en die beskermingsfunksie is moontlik deur 'n meerlagige hipodermis (Fig. 4.4) oorgeneem. Die buitenste kortekslae is aerenchimaties, terwyl dieperliggende kortekslae baie stysel en kristalle bevat (Fig. 4.4 & 4.5). Dit is in ooreenstemming met die siening van Fahn (1982), naamlik dat die korteks van die stingel en mesofil van blare van sommige angiosperm-spesies by die see as stoorweefsel vir stysel en lipiede dien. Wortels en knolle van die ekotipe uit die Stellenbosch-omgewing is nie ondersoek nie.

Blare van die plante van die binnelandse habitat besit blaasvormige selle en 'n hipodermis (Fig. 4.8), maar dit is afwesig by die ekotipe afkomstig van die kus (Fig. 4.7). Voorts is blare van plante afkomstig van die waterdeurdrenkte saline habitat meer vlesig as dié van die nie-saline goed-deurlugte substraat. Dit is toegeskryf aan die teenwoordigheid van groot dunwandige parenchiemselle in die sentrale gedeelte van die blaar, sowel as die aerenchimatiese weefsel wat dit omring (Fig. 4.7). Sukkulensie is toegeskryf aan hoë konsentrasies natrium wat in die blare voorkom. Die blaarskedes van die twee ekotipes het ook verskil ten opsigte van die aan- of afwesigheid van aerenchiem (Fig. 4.10 en 4.11).

Die teenwoordigheid van aerenchimatiese weefsel in die kusekotipe moes grootliks tot die sukses van die plant in die soutmoeras bygedra het deur toleransie van reduserende toestande en toksiese ioonkonsentrasies moontlik te maak (Hoofstuk 3). Volgens Williams & Barber (1961 - soos aangehaal deur Waisel, 1972) ontwikkel plante wat aan oorstroomde toestande blootgestel word, aerenchimatiese weefsel. Hierdie aanpassing het dit ook vir T.bulbosa, wat self sianogeniese glikosiede bevat, moontlik gemaak om in waterdeurdrenkte gronde te oorleef. Aanpassing van die plant aan oorstroomde toestande speel (anatomies beskou) skynbaar 'n groter rol as dié aanpassing aan die souttoestande. Volgens Waisel (1972) word dit ook by ander plante aangetref.

Daar is verskil in mening aangaande die aanpassing van Triglochin bulbosa by hoë konsentrasies soute in die groeimedium. Saailinge van verskeie Triglochin-soorte is deur Chapman (1974) as stenohalofiete geklassifiseer, terwyl Becker *et al.* (1986) bevind het dat volwasse plante van Triglochin bulbosa konsentrasies NaCl tot 1550 mol.m⁻³ kan oorleef. Voorts is die aard van die invloed wat NaCl op die plant het ondersoek. Verskeie navorsers (Raitt, 1988; Termaat & Munns, 1986; Parham (1970 - soos aangehaal deur Ranwell, 1972) het gebruik gemaak van ondersoeke in ekwi-osmotiese oplossings om vas te stel of die invloed van NaCl op plante osmoties, ionspesifiek, of 'n kombinasie van albei is. Onderzoek met Triglochin bulbosa in dié verband het aangetoon dat osmotiese- eerder as ionspesifieke effekte van belang is by die invloed van NaCl op die plant. Toleransie teenoor NaCl word moontlik gedeeltelik verkry deur dit tot bepaalde loofdele te beperk, dit uit te skei of te verdun in die blare (Chapman, 1976).

Geen noemenswaardige verskil is gevind ten opsigte van kondisie (Fig. 5.1), relatiewe oorlewings tyd (p. 42), relatiewe droë massa produksie (Fig. 5.8) en vars massa toename (Fig. 5.11) tussen die osmotikums (NaCl, makrovoedingstowwe, mannitol en PEG1000) by die verskillende osmotiese potensiale nie. Dit het egter voorgekom of die plante se kondisie beter was by laer osmotiese potensiale van die NaCl-oplossings (Fig. 5.1). (Kontaminasie het baie probleme by mannitol veroorsaak, en dié resultate is nie hier in ag geneem nie.)

Dit wil voorkom of sukses met die osmotikums wat gebruik is, saamhang met anatomiese kenmerke en aanpassingsmeganismes van die plant. Die plant skyn verskeie osmotikums en osmotiese potensiale te kan tolereer omdat geen ernstige probleme met PEG 1000 ondervind is nie en die plante die eksperiment baie beter oorleef het as Didelta, Helianthus en Phaseolus wat aan soortgelyke oplossings blootgestel was (Raitt, 1988). Soute, PEG 1000 (Fig. 5.6) en vermoedelik mannitol is op die blare uitgeskei en dui moontlik op 'n uiters effektiewe vervoer- en/of soutreguleringsstelsel in die plant. Skandeelektronmikroskoopstudies kan aandui of enige soutkliere of trigome op die blare voorkom, en of uitskeiding slegs deur hidatodes of ander strukture plaasvind. PEG 1000 kan moontlik verstopping van die vervoersstelsel veroorsaak (Fig. 5.5) en daarom is makrovoedingstowwe vir gebruik as osmotikum bo PEG 1000 aanbeveel. Dieselfde aanbeveling is deur Raitt (1988) gedoen.

Relatiewe droë massa produksie was ewe swak in al die osmotika (indien mannitol buite rekening gelaat word) (Fig. 5.9). Plante in makrovoedingstowwe, NaCl en PEG 1000 het min of meer dieselfde afname in droë massa getoon, terwyl afname by plante in mannitol aansienlik groter was. Relatiewe droë massa produksie het nie betekenisvol by die verskillende osmotiese potensiale verskil nie, maar dit wil voorkom (veral ten opsigte van NaCl) of die afname in droë massa minder was by die laer osmotiese potensiale (Fig. 5.10).

Mannitol het die grootste afname in vars massa veroorsaak, terwyl die effek van makrovoedingstowwe, NaCl en PEG 1000 op toename in vars massa dieselfde was (Fig. 5.11). Die aanduiding is daar dat 'n groter toename in vars massa by NaCl en PEG 1000 teenwoordig was, maar geen betekenisvolle verskille is gevind nie (Fig. 5.12). 'n Groter afname in vars massa het by sommige van die laer osmotiese potensiale plaasgevind (Fig. 5.13). Toekomstige ondersoeke in dié verband behoort by baie laer osmotiese potensiale uitgevoer te word en parameters spesifiek vir blaarafsterwing moet opgestel word. Mannitol as osmotikum moet vermy word, tensy eksperimente onder hoogs steriele toestande uitgevoer kan word.

Volgens Flowers (1975) is min inligting oor die opnamemeganismes van haloïete beskikbaar. Uit korttermynopnamestudies met afgesnyde wortels om die aard van kalium- en natriumopname te ondersoek kon geen besliste afleidings gemaak word ten opsigte van die voorkeur (indien enige) van die twee ekotipes van Triglochin bulbosa en Phaseolus vulgaris vir kalium en natrium nie. Minder natrium en meer kalium is (by 'n konsentrasie van $0.00005 \text{ mol.dm}^{-3}$ NaCl en KCl) deurgaans deur die haloïtiese T.bulbosa van Velddrif en die ekotipe van Stellenbosch opgeneem ten opsigte van die nie-haloïet.

Die betrokkenheid van 'n aansienlike metaboliese komponent by die opname van sowel kalium as natrium blyk duidelik uit die desorpsiebehandelings (Fig.6.1 tot Fig. 6.6), opname by verskillende temperature (Fig. 6.7 tot Fig. 6.10) en opname in die aan- of afwesigheid van 'n metaboliese stremstof (Fig. 6.11 tot Fig. 6.18). Die graad van betrokkenheid van aktiewe en/of passiewe opname by die onderskeie plante en ione skyn egter verskillend te wees. Laasgenoemde tendens is ook deur Raïtt (1988) by die boontjie, sonneblom en Didelta waargeneem.

In toekomstige opnamestudies sal die gebruik van 'n konsentrasiereeks eerder as opname by slegs een konsentrasie aanbeveel word. Dit kan moontlik meer lig werp op die verskille (indien enige) tussen die opnamemeganismes van die verskillende ekotipes, sowel as van 'n moontlike meganisme wat by saline toestande in werking tree teenoor dié van nie-saline omgewing.

In die lig van bogenoemde resultate en die huidige kondisie van plante in die Bergriviermonding kan aangevoer word dat Triglochin bulbosa uiterste toestande van brak en oorstroming kan weerstaan en dat verdere besoedeling van die monding nie onmiddellike gevaar vir die voortbestaan van dié plant in die getyrvier sal inhou nie.

LITERATUURVERWYSINGS

- ABDUL-KADIR, S.M. & PAULSEN, G.M. 1982. Effect of salinity on nitrogen metabolism in wheat. J. Plant Nutrition 9: 1141-1151.
- AMERICAN SOCIETY OF AGRONOMY, INC. & SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA, INC.. 1982. Methods of soil analysis, Part 2, ed. Page, A.L., Agronomy Series No.9 (Part 2).
- ANDERSON, C.E. 1974. A review of the structure of several North Carolina salt marsh plants. In: Ecology of Halophytes, eds Reimold, R.J. & Queen, W.H., pp. 307-344, Academic Press, Inc., London, New York.
- ANON. 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkaline soils. USDA Handbook, no. 60, pp. 1-160.
- ANON. 1983. SANWP-verslag nr. 68. The Sancer Estuaries Programme 1982 -1986. Ed. Swart, D.H., Cooperative Scientific Programmes, CSIR, Pretoria.
- ANON. 1985. SAS INSTITUTE INC. SAS USER'S Guide: Statistics., Version 5 Edition., SAS INSTITUTE Inc., Cary, NC, USA.
- ANON. 1986. SANWP-verslag no. 130. An assessment of the state of the estuaries of the Cape and Natal 1985/86. Ed. Heydorn A.E.F. pp. 29, FRD & CSIR, Pretoria.
- ANON. 1988. PRECIS-ls van Nasionale Botaniese Herbarium, Databasis, Pretoria.
- BARTLETT, R.J. 1961. Iron oxidation proximate to plant roots. Soil Sci. 92: 372-379.
- BECKER, T., VAN WYK, M. & WESSELS, N. 1986. Ekofisiologiese aspekte van 'n aantal halofiete, B.Sc. Hons. - projek, Universiteit van Stellenbosch.
- BERNSTEIN, L. & HAYWOOD, H.C. 1958. Physiology of salt tolerance. Ann. Rev. Pl. Physiol. 9: 21-46.
- BOWLING, D.J.F. 1976. Uptake of ions by plant roots. Chapman & Hall, London.
- CAVALIERI, A.J. & HUANG, A.H.C. 1979. Evaluation of proline accumulation in the adaptation of diverse species of marsh halophytes to the saline environment. Am. J. Bot. 66: 307-312.
- CAVALIERI, A.J. & HUANG, A.H.C. 1981. Accumulation of proline and glycine betaine in Spartina alterniflora Loisel. in response to NaCl and nitrogen in the marsh. Oecologia 49: 224-228.

- CHAPMAN, V.J. 1974. Salt marshes and deserts of the world. In: Ecology of Halophytes, eds Reimold, R.J. & Queen, W.H., pp. 3-19, Academic Press, Inc., London, New York.
- CHAPMAN, V.J. 1975. The Salinity Problem in General, It's Importance, and Distribution with Special Reference to Natural Halophytes. In: Plants in Saline Environments, eds Poljakoff-Mayber, A. & Gale, J. pp. 7-24, Springer-Verlag, Berlin.
- CHAPMAN, V.J. (ed.) 1976. Mangrove vegetation. Cramer, J., Leutershausen.
- CHO, D.Y. & PONNAMPERUMA, F.N. 1971. Influence of soil temperature on the chemical kinetics of flooded soils and the growth of rice. Soil Sci. 112: 184-194.
- CONN, E.E. 1981. Secondary Plant Products. In: The biochemistry of plants., eds Stumpf, P.K. & Conn, E.E., Vol. 7, Ch 16, Academic Press, Inc., New York, London.
- CRAWFORD, R.M.M. 1982. Physiological responses to flooding. In: Physiological Plant Ecology II, eds Lange, O.M., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H., Vol 12 B, pp. 453-477, Springer-Verlag, Berlin, New York.
- DAY, J.H. (ed.) 1981. Estuarine ecology, with particular reference to Southern Africa. Balkema, A.A. Cape Town.
- DE VILLIERS, J.M., LAMBRECHTS, J.J.N. & LE ROUX, J. 1984. Grondklassifikasie: 'n binomiese sisteem vir Suid-Afrika. Die Departement van Landbou-tegniese Dienste, Republiek van Suid-Afrika.
- DU PREEZ, M., CARSTENS, J. & VAN WYK, E. 1981. Voorbereiding en droogverassing van blaarmonsters vir ontleding. N.I.V.V.-prosedure en tegnieke nr.32, N.I.V.V., Stellenbosch.
- EPSTEIN, E. 1961. The essential role of calcium in selective ion transport by plant cells. Plant Physiol. 36: 437-444.
- EPSTEIN, E. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Wiley, New York.
- EPSTEIN, E. & HAGEN, C.E. 1952. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiol. 27: 457-474.
- ESAU, K. 1977. Anatomy of seed plants. Second edition. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- ETHERINGTON, J.R. (ed.) 1983. Wetland Ecology. Arnold, E. Publishers Ltd., London.
- FAHN, A. 1982. Plant anatomy. Third edition., Pergamon Press, Oxford.

- FLOWERS, T.J. 1975. Halophytes. In: Ion transport in cells and tissues, eds Baker, D.A. & Hall, J.L., North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford.
- FLOWERS, T.J., TROKE, P.F. & YEO, A.R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. A. Rev. Pl. Physiol. 28: 89-121.
- FLOWERS, T.J., HAJIBAGHERI, M.A. & CLIPSON, N.J.W. 1986. Halophytes. Quart. Rev. Biol. 61(3): 313-337.
- FOY, C.D., FLEMING, A.L. & GERLOFF, G. 1972. Differential aluminium tolerance in two snapbean varieties. Agron. J. 64: 815-18.
- FOY, C.D., CHANEY, R.L. & WHITE, M.C. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 29: 511-566.
- GALE, J. 1975. Water balance and Gas Exchange of Plants under Saline conditions. In: Plants in Saline Environments, eds Poljakoff-Mayber, A. & Gale, J., pp. 168-185, Springer-Verlag, Berlin, New York.
- GREENWAY, H. 1962. Plant response to saline substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of Hordeum during and after sodium chloride treatment. Aust. J. Biol. Sci. 5: 16-38.
- GREENWAY, H. & ROGERS, . 1963. Growth and ion uptake of Agropyron elongatum on saline substrates, as compared with a salt-tolerant variety of Hordeum vulgare. Plant Soil 18: 21-30
- GREENWAY, H., GUNN, A., PITMAN, M.G. & THOMAS, D.A. 1965. Plant response to saline substrates. VI. Chloride, sodium and potassium uptake and distribution within the plant during ontogenesis of Hordeum vulgare. Aust. J. Biol. Sci. 18: 525-540.
- GREENWAY, H. & MUNNS, R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 31: 149-190.
- GRINDLEY, J.R. & HEYDORN, A.E.F. 1979. Man's impact on estuarine environments. S. Afr. J. Sci. 75: 554-560.
- HACKETT, C. 1964. Ecological aspects of the nutrition of Deschampsia flexuosa (L.) Triu. I. The effect of aluminium, manganese and pH on germination. J. Ecol. (Oxford) 52: 159-167.
- HARRISON, A.D. 1964. An ecological survey of the Great Berg River. In: Ecological studies in Southern Africa., eds Davis, D.H.S., De Welheim, B. Harrington, P.S. & Kalk, W., pp. 143-158, Junk, The Hague.

- HEIMANN, H. 1966. Plant growth under saline conditions and the balance of the ionic environment. In: Salinity and aridity., ed. Boyko,H., pp. 201-213, Junk, The Hague.
- HEIMANN, H. & RATNER, R. 1966. Experiments on the basis of the principle of the "balance of ionic environment". In: Salinity and aridity., ed. Boyko,H., pp. 283-293, Junk, The Hague.
- HOWELER, R.H. & CADAVID, L.F. 1976. Screening of rice cultivars for tolerance to Al toxicity in nutrient solutions as compared with a field screening method. Agron. J. 68: 511-5.
- JACKSON, M.L. 1985. Soil Chemical Analysis. Prentice-Hall, Inc., Engelwood-Cliffs, N.J., United States of America.
- JANES, B.E. 1966. Adjustment mechanisms of plants subjected to varied osmotic pressures of nutrient solutions. Soil Sci. 101: 180-188.
- JEFFERIES, R.L. 1973. The Ionic realtions of Seedlings of the Halophyte Triglochin maritima. In: Ion transport in higher plants, ed. Anderson, W.P., Academic Press, London.
- JEFFERIES, R.L., RUDMIK, T. & DILLON, E.M. 1979. Responses of halophytes to high salinities and low water potentials. Plant Physiol. 64: 989-994.
- JOEL, D.M. 1983. A.G.S (Alcian Green Safranin) - a simple differential staining of plant material for light microscopy. Proceedings R. M. S. 18(3): 149-151.
- JOHNSON, C.M. STOUT, P.R., BROUER, T.C. & CARLTON, A.B. 1957. Comparative chlorine requirements of different plant species. Plant Soil 8: 337-353.
- JOOSTE, J.H. & DE BRUYN,J.A. 1979. The dual mechanism of iron in bean roots and leaf tissues. S. Afr. J. Bot. 45(3): 243-248.
- KAUFMANN, M.R. & ECKARD, A.N. 1971. Evaluation of water stress control with polyethylene glycols by analysis of guttation. Plant Physiol. 47: 453-456.
- LAGERWERFF, J.H. & EAGLE, H.E. 1961. Osmotic and specific effects of excess salts on beans. Plant Physiol. 36: 472-477.
- LAGERWERFF, J.V., OGATA,G. & EAGLE, H.E. 1961. Control of osmotic pressure of culture solutions with polyethylene glycol. Science 133: 1486-1487.
- LAWLOR, D.W. 1970. Absorption of polyethylene glycols by plants and their effects on plant growth. New Phytol. 69: 501-513.

- LEE, C.R. 1971. Influence of aluminium on plant growth and mineral nutrition of potatoes. Agron. J. 63: 604 - 8.
- LESHEM, B. 1966. Toxic effects of carbowaxes (polyethylene glycols) on Pinus halepensis Mill. seedlings. Plant Soil 24: 322-342.
- MENGEL, K. & KIRKBY, E.A. 1987. Principles of plant nutrition. International Potash Institute, Bern, Switzerland.
- MICHEL, B.E. 1971. Further comparisons between Carbowax 6000 and mannitol as suppressants of cucumber hypocotyl elongation. Plant Physiol. 48: 513-516.
- MICHEL, B.E. & KAUFMANN, M.R. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiol. 51: 914-916.
- MORSS, W.L. 1927. The plant colonisation of merselands in the estuary of the River Nith. J. Ecol. 15: 310-343.
- MUDIE, P.J. 1974. The potential economic uses of halophytes. In: Ecology of halophytes, eds. Reimold, R.J. & Queen, W.H., pp. 565-598, Academic Press, New York.
- MUGWIRA, L.M., ELGAWHARY, S.M. & PATEL, K.I. 1976. Differential tolerances of triticale, wheat, rye and barley to aluminium in nutrient solution. Agron. J. 68: 782-787.
- NAIDOO, G. 1983. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in Bruguiera gymnorhiza (L.) Lam. New Phytol. 93: 369-376.
- NAIDOO, G. 1986. Responses of the mangrove Rhizophora mucronata to high salinities and low osmotic potentials. In: S-Afr. Tydskr. Plantk. 52: 124-128.
- OBERMEYER, A.A. 1966. Juncaginaceae. In: Flora of Southern Africa. eds Codd, L.e. & De Winter, B., Botanical Research Institute, Department of Agricultural Technical Services, National Botanical Gardens, Kirstenbosch.
- PLAUT, Z. & FEDERMAN, E. 1985. A simple method to overcome polyethylene toxicity on whole plants. Plant Physiol. 79: 559-561.
- POLJAKOFF-MAYBER, A. 1975. Morphological and Anatomical changes in Plants as a Response to Salinity Stress. In: Plants in Saline Environments. eds Poljakoff-Mayber, A. & Gale, J., Ch. 4, Springer-Verlag, Berlin.

- PONNAMPERUMA, F.N. 1955. Physiological diseases of rice attributed to iron toxicity. Nature, London, 175: 265.
- PONNAMPERUMA, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. Adv. Agron. 24: 29-96.
- RAINS, D.W., SCHMID, W.E. & EPSTEIN, E. 1964. Absorption of cations by roots. Effect of hydrogen and essential role of calcium. Plant Physiol. 39: 274-278.
- RAITT, L.M. 1988. Aspects of the ecophysiology of Didelta L'Hérit. Ph D. Dissertation. University of Stellenbosch.
- RANWELL, D.S. 1972. Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes, Chapman & Hall, London.
- ANON. 1983. SANWP-verslag nr. 67. The Sancor Programme on Coastal Processes, April 1982 - March 1988. Sancor, Cooperative Scientific Programmes, CSIR, Pretoria.
- SAVANT, N.K. & DE DATTA, S.K. 1982. Nitrogen Transformations in Wetland Rice Soils. Adv. Agron. 35: 241-302.
- SCHOLANDER, P.F. 1968. How mangroves desalinate seawater. Physiol. Plant. 21: 251-261.
- SIEGLER, D.S. 1977. The naturally occurring cyanogenic glycosides. In: Progress in phytochemistry. Eds. Reinhold, L., Harborne J.B. & Swain T., Vol IV, pp. 83-120, Springer-Verlag, Berlin, New York.
- SLAVIC, B. 1974. Methods of studying plant water relations. Chapman & Hall, London.
- SMITH, A.J. & JOOSTE, J.H. 1986. Phosphate absorption of excised ordinary and proteoid roots of Protea compacta R. Br., S. Afr. J. Bot. 52(6): 549-551.
- TERMAAT, A. & MUNNS, R. 1986. Use of concentrated macronutrient solutions to separate osmotic from NaCl-specific effects on plant growth. Aust. J. Plant Physiol. 13: 509-522.
- USTIN, S.L., PEARCY, R.W. & BAYER, D.E. 1982. Plant water relations in a San Francisco bay salt marsh. Bot. Gaz. 143: 368-373.
- VAN WYK, A.C. 1983. Effects of dredging on the Berg River estuary. M Sc. thesis, University of Cape Town.
- VORSTER P.W. & JOOSTE, J.H. 1986. Potassium and phosphate absorption by excised ordinary and proteoid roots of the Proteaceae. S. Afr. J. Bot. 52: 277-281.
- WASEL, Y. 1972. Biology of Halophytes. Academic Press, New York.

- WOOLHOUSE, H.W. 1983. Toxicity and Tolerance in the Responses of Plants to Metals. In: Physiological Plant Ecology III. Eds Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H., Vol. 12C, Ch. 7, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- YEO, A.R. 1983. Salinity resistance: physiologies and prices. Physiol. Plant. 58: 214-222.
- ZIMMERMAN, U. 1978. Physics of turgor- and osmoregulation. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 121-148.